COMMONWEALTH INST.
ENTOMOLOGY LIBRARY
16 OCT 1956
SERIAL
SEPARATE
Ex-HT

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

# ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Ex-A

том XXXV, вып. 7

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ★ 1956

# ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ

Р Е Д А К Ц И Я:

Акад. Е. Н. ПАВЛОВСКИЙ (главный редактор), К. В. АРНОЛЬДИ (зам. главного редактора), Л. Б. ЛЕВИНСОН (ответственный секретарь), Б. С. ВИНОГРАДОВ, М. С. ГИЛЯРОВ, В. И. ЖАДИН, чл.-корр. АН СССР Л. А. ЗЕНКЕВИЧ, Б. С. МАТВЕЕВ, чл.-корр. АН СССР Г. В. НИКОЛЬСКИЙ, А. А. СТРЕЛКОВ

1 9 5 6

ТОМ XXXV июль ВЫПУСК 7

А д р е с р е д а к ц и и:
Москва, Б-64, Подсосенский пер., д. 21,
Издательство Академии наук СССР,
Редакция «Зоологического журнала»

Supplement to «Zoologitsheskij Journal», fasc. 7, 1956

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR

# ZOOLOGITSHESKIJ JOURNAL

SUMMARIES

VOLUME XXXV, FASC. 7

EDITED BY THE ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR

MOSCOW ☆ 1956

CONTENTS

Ushakov B. P. Thermostability of the muscles of the Mytilus-species and leeches in relation to the environment of a species . . . . . 953
Erman L. A. Feeding habits of Rotifera from the quantitative aspect . . . 965
Konstantinov K. G. Directed variability or natural selection? . . . . 972
Mishin A. V. Agressivity of the tick Ixodes persulcatus and methods of its study 978
Shustrov A. K. On the distribution of the Ornithodorus-ticks in Transcaucasus 986
Arnoldi K. V. Attempts to determine the features of the mass reproduction (invasion) of Eurygaster integriceps . . . . . 990
Schwanwitsch B. N. On the variability of the wing pattern in butterflies (Rhopalocera) . . . . . 1004
Benkevich V. I. Plots on the territory of the Mountainous Altai, which are the most infected with the ovipositions of Porthetria dispar L. . . . . 1013
Semko R. S. New data concerning the Oncorhynchus masu Brevoort in the Western Kamchatka . . . . . 1017
Schmalhausen I. I. Morphology of the sound-transmitting apparatus of Urodela . . . . . 1023
Shestakova G. S. On the mechanics of the bird flight . . . . . 1043
Vas'kovsky A. P. New ornithological findings on the northern shore of the Okhotsk sea . . . . . 1051
Bibikov D. I. Biological observations on the hedgehogs Erinaceus auritus Gm. as reservoirs of the Leptospirae . . . . . 1059
Marin S. N. Colony of American beavers Castor canadensis Kuhl. in the USSR. 1064
Ling H. I. Itch of the foxes caused by Acarus siro var. vulpis Fürst. in the Estonian SSR . . . . . 1072
Shaposhnikov F. D. Data on the ecology of musk-deer in North-Eastern Altai . . . . . 1082

Notes and Comments

Modin G. V. Behaviour of certain animals during the solar eclipse on June 20, 1954 . . . . . 1094
Bubnov M. A. Reproduction intensivity of birds in relation to the reproduction of rodents . . . . . 1095
Rashkevich N. A. On the range extension of Emberiza melanocephala Scop . 1096
Bogdanov O. P. Bats' hibernation in the Zeravshan-valley . . . . . 1097
Grigoryev N. D. Hybrids between Lepus europaeus Pall. and Lepus timidus L. in Kazan Zoo . . . . . 1099

Reviews

Chronicle and Information

ZOOLOGITSHESKIJ JOURNAL

VOL. XXXV 1956 FASC. 7

# THERMOSTABILITY OF THE MUSCLES OF THE MYTILUS-SPECIES AND LEECHES IN RELATION TO THE ENVIRONMENT OF A SPECIES

B. P. USHAKOV

Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR. Laboratory of General and Cell Physiology

The period of the development of the unexcitability in isolated muscles of Mytilus edulis L., M. galloprovincialis Lam., Haemopis sanguisuga L. and Hirudo medicinalis L. was studied at different temperatures. It was determined that the thermostability of the muscles of Mytilus and leeches belonging to one and the same species is relatively constant and is, to a significant degree, undependent from the environment (figs. 2 and 4). These data coincide with those attained while studying another species of coldblooded animals. Thus it is reasonable to regard the thermostability of muscles as a constant specific character of poikilothermous animals.

It was observed that thermostability of muscles in different but closely allied species of poikilothermous animals is different and directly correlated with the microclimatic conditions of the habitat of the species (figs. 3 and 5). These data indicate that it is the adaptation to the temperature conditions of the habitat which plays an important rôle in the process of speciation.

Studying animal adaptation to different ecological factors, it is necessary to discriminate two types of the adjustment. That of the cellular type, i. e. the adaptation achieved by the direct adjustment of all the cells to a given ecological factor, and the adjustment of the systemic type, i. e. adaptation achieved by a change of the organism as a whole (adaptive change of the behaviour, biological cycle, different functions of the organism directed to the maintenance of the constancy of the internal medium etc.). In the range of a species, adaptation to temperature is attained, principally, on account of systemic adaptation without the significant cell change.

In our opinion, this fact is due to the species-specificity of cellular albumins.

# FEEDING HABITS OF ROTIFERA FROM THE QUANTITATIVE ASPECT

L. A. ERMAN

Moscow A. I. Mikoyan-Technical Institute of Fishery

Quantitative aspect of the feeding habits of rotifera Philodina roseola Ehrbg. and a planktonic form Brachionus urceolaris v. rubens (Ehrbg.) was studied. It was proved that in the presence of significant individual fluctuations the intensivity of Ph. roseola feeding remains constant under different concentrations of feeding suspension of algae under observation. Therefore, the quantity of food consumed per unit of time is directly correlated to its concentration in the medium.

The highest intensivity of feeding was observed for Br. urceolaris under the concentration of Scenedesmus acuminatus suspension attaining 4 to 100 thousands of coenobii per 1 ml. This concentration was significantly reduced both in the case of decrease and of increase of the feeding suspension density. In the latter case the quantity of food consumed was nevertheless increasing with the increase of its concentration.

Under a very high concentration of feeding suspension of algae (of the order about hundreds thousands of millions of cells in 1 ml) rotifera may filter and swallow an enormous quantity of food. In our experiments the weight of algae consumed in an hour by one specimen of Ph. roseola was many times more than the weight of the animal itself, whereas Br. urceolaris consumed about 70 per cent of their weight per hour, under the same conditions. Such a great quantity of food is, of course, excessive as it can not be assimilated by the organism.

The study of feeding habits of Br. urceolaris at different temperature of the medium revealed that these rotifera fed in the temperature range from 20 to 25° C. In the case of both the rise of temperature up to 35° and its drop to 10° intensivity of feeding is being unsignificantly decreased, whereas it drustically drops at 5°C.

## DIRECTED VARIABILITY OR NATURAL SELECTION?

K. G. KONSTANTINOV

**Polar Research Institute of Marine Fishery and Oceanography**

In some of his papers G. V. Nikolsky states that the variability of organism is, as a rule, of adaptive nature, and that the environmental effect on the parental individuals evokes in their progeny preferentially favorable neoformations. Numerous facts observed both in zoology and in botany contradict this conception, which contradicts the viewpoints of Ch. Darvin and of contemporary teaching of evolution.

In Ch. Darwin's «Origine of species» G. V. Nikolsky discerns some erroneous statements: the principle of graded and continuous evolution; assuming of variability undependent from the environmental conditions; assuming of unfavorable organization peculiarities, besides the adaptive ones; elements of religious creed etc.

Some of the erroneous statements noted by G. V. Nikolsky were indeed made by Ch. Darwin but all of them are conquered by the fruitfull development of Darwinism.

## AGRESSIVITY OF THE TICK IXODES PERSULCATUS AND METHODS OF ITS STUDY

A. V. MISHIN

**Chair of Biology of the Izhevsk Medical Institute**

Quantity of ticks caught in a natural herd depends not only upon the density of tick population but also upon their agressivity. As the result of a periodical census of attacking ticks some data characterizing seasonal and 24-hours' rhythm of tick agressivity may be obtained.

To registrate tick agressivity rhythm a method of multiple registration of their attacks on a constant route is recommended by the author. This

method application enabled to find out a clearly exhibited 24-hours' rhythm of tick agressivity and to plot curves of the seasonal agressivity rhythm.

The recommended method enables to prevent mistakes characteristic to usually applied methods of obtaining such a material because: 1) registration and attack of ticks are carried out on strictly one and the same route; 2) to plot curves of seasonal agressivity rhythm only such data are used which were obtained at one and the same hour; 3) periodical registrations don't disturb tick population; 4) to plot the curves only such data are used which were obtained under the more or less alike weather conditions; 5) to prevent occasional agressivity fluctuation due to unregistered factors, obtained data are worked up with the application of the sliding scale method.

Knowledge of the tick agressivity rhythm is of great practical importance enabling successful planning and carrying out of preventive measures.

## ON THE DISTRIBUTION OF THE ORNITHODORUS-TICKS IN TRANSCAUCASUS

**A. K. SHUSTROV**

**S. M. Kirov-Military Medical Academy**

In 1951—1952 an investigation of the natural herds' occurrence of the tick borne relapsing fever in Transcaucasus was carried out. Distribution of the two species of ticks — Ornithodorus verrucosus (Ol., Sass. et Fen., 1934) and Ornithodorus alactagalis (Issaak, 1936) — serving as the disease vectors was also investigated.

The investigations were carried out in Echmiadzin rayon of the Armenian SSR where 72 rodent burrows were examined. In 6 burrows 97 specimens of Ornithodorus-ticks were found. They were identified as O. alactagalis.

In some of the investigated rayons in the Azerbaijan SSR both species of ticks, O. verrucosus and O. alactagalis, were found. Sometimes they occur in the same biotopes, though usually O. alactagalis prefers small burrows (inhabited by small rodents or birds). Ticks' crowling out of their burrows under natural conditions was stated by special observations.

Separate tick groups were analysed with respect to their natural infection by spirochaetes of the tick borne relapsing fever applying the method of their feeding on guinea pigs. Spirochaetes were found in the blood of two guinea pigs 4—5 days after the feeding of O. verrucosus collected in two localities in the Azerbaijan SSR.

## ATTEMPTS TO DETERMINE THE FEATURES OF THE MASS REPRODUCTION (INVASION) OF EURYGASTER INTEGRICEPS

**K. V. ARNOLDI**

**Institute of Animal Morphology, Academy of Sciences of the USSR**

Despite the vast research work on the bug Eurygaster integriceps Put., some peculiarities of its biology, which are of great importance for the praxis, are still uncompletely elucidated. Studies of E. integriceps in Kuban-district during the recent years revealed the necessity to study further the problem of two existence stages of this insect, i. e. 1) high vitality in the case of high population density and 2) physiological depression in the case of low population density. The influence of regular treatments of the fields with DDT-pre-

parations and that of other agricultural measures on the mass reproduction of the pest is still unrevealed. Thus it is necessary to look for some new characters of the mass reproduction (invasion) pattern of the pest.

Passive period of life of E. integriceps in Kuban district takes place in the mountainous forests of the North-Western Caucasus. Conditions of the aestivation and hibernation in these forests are favorable to the bugs in diapause, therefore they slightly affect the population density of the insect and, consequently, its mass reproduction.

Distribution peculiarities of E. integriceps in the forests of different mountainous zones are related to different physiological state of the bugs of a given generation and to their ability to migrate. As a rule, strong, well-fed specimens reach hibernation sites, which are located higher above the sea level and farther from the site of the development and reproduction of the bugs. Weak and lean bugs usually hibernate in the low foot-hills. Change of the bug condition in different years strongly affects the mentioned and other peculiarities of the bug distribution in the mountains. In other words, population dynamics in the hibernation sites in different zones reflects the changes in the pattern of the mass reproduction (invasion) of the pest.

Such peculiarities as the mentioned distribution character in different mountainous zones, average weight, as well as the ratio between the females and males in different habitats in these zones may be regarded as the objective characters of mass reproduction pattern of the insect. Therefore, applying D. M. Fedotov's method of morpho-functional analysis to the forecasting of the pest, it is necessary to take into consideration the above mentioned features.

## ON THE VARIABILITY OF THE WING PATTERN IN BUTTERFLIES (RHOPALOCERA)

**B. N. SCHWANWITSCH**

**Leningrad State University**

1. By means of the method of morphological analysis a great number of highly specialized wing patterns belonging to eight families of the Rhopalocera are shown to derive from the schemas forwarded by the present author (1923, 1924, 1945).

2. As far as the preliminary study of the remaining three families shows their connection with the same schemata the latter may be regarded as a basis of the whole of the wing pattern of Rhopalocera.

3. To show the rate of the variability of rhopalocerous patterns some 21 examples are chosen (figs. 3—23) from several dozens of forms investigated and for all of them diagrams are given illustrating their morphological composition (figs .3a—23a).

4. The schema of the rhopalocerous wing pattern is connected with the first mediodiscal schema established by the present author for the Heterocera (1955). It differs from the latter in the structure of terminal zone and extramedial position of the second discal spot.

5. Thus a considerable number of main groups of Lepidoptera are put together by the proposed schematization.

## PLOTS ON THE TERRITORY OF THE MOUNTAINOUS ALTAI, WHICH ARE THE MOST INFECTED WITH THE OVIPOSITIONS OF PORTHETRIA DISPAR L.

V. I. BENKEVICH

Orechovo-Zuevo Pedagogical Institute

The study carried out by the author on the territory of the Altai State Game Preserve will enable to find out the following regularity in the distribution of the plots, which are the most infected with the Porthetria ovipositions. Most favorable to the oviposition are southern, south-eastern and eastern slopes, terminating in the broad valleys with the steppe-vegetation. In such habitats there are few wooden species which are scattered in small groups or separate trees. The prevalent portion of the ovipositing females is wanting in the favorable substratum in the form of the bark. This makes the prevalent portion of the pest females to lay their eggs on the rocks and in the cracks.

The eggs, though in less quantities, are also laid on the forest plots adjacent to the northern and north-western slopes. The eggs are laid on the butt-portion of the stem only, more eggs being laid on the northern and north-eastern outskirts.

From the above described slopes the pest spreads then on the whole territory.

In order to forecast and to control Porthetria dispar L. on the territory of the Mountainous Altai, it is necessary to find out the valleys with the steppe vegetation and the forest plots of the park type adjacent to the northern, north-western and western slopes. We have to watch the dynamics of the pest population and to take measures to control its ovipositions.

## NEW DATA CONCERNING THE ONCORHYNCHUS MASU BREVOORT IN THE WESTERN KAMCHATKA

R. S. SEMKO

All-Union Pacific Research Institute of Fishery and Oceanography

Oncorhynchus masu Brevoort migrates in the rivers of the western Kamchatka during the end of June to mid-July period, i. e. earlier than the principal species of food salmon (pink and chum salmons).

O. masu attains maturity on its fourth year and, partially, on the third or the fifth year, its bulk attaining 45 to 50 cm. The young of this fish inhabits fresh water throughout its first and often also its second year.

Near its northern range margin O. masu attains maturity at an older age and its specimens, despite the more lengthy feeding period, are significantly smaller than those in the centre of their range.

By a number of characters O. masu is the most closely allied to silver salmon. O. masu is also an active predator, feeding preferentially on small fishes (e. g., young of herring and navaga, as well as on smelt, sand eel etc.).

In the O. masu populations dwarf males are to be found, which attain maturity and spawn without migration to sea. They spawn with big migratory females, the males of their progeny becoming either migratory fishes or inhabiting the river all their life long. Maturation of the males and females without migration to sea to spawn is observed only in such species of the pacific salmon which young usually inhabits river not less than a year before migration to sea.

The shoals of O. masu migrating in the Utka-river basin on the western shore of Kamchatka for spawn attain, on the determination of the author, some score of thousands of specimens.

## MORPHOLOGY OF THE SOUND-TRANSMITTING APPARATUS OF URODELA

I. I. SCHMALHAUSEN

Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR

In the previous paper (Z. J., v. 35, No. 3) it has been shown that in connection with the distal end of stilus stapedis there is developing in Hynobiidae a «ventral cartilaginous rod» which takes the position of the hyomandibulare of fishes (figs. 1, 4, 5). It corresponds, apparently, to one part of the extracolumella of the reptiles. Truncus hyomandibularis VII comes out to the surface behind this rod, as it is the case in the acipenserid fishes and in Tetrapoda. But, contrary to the case in other Tetrapoda, truncus hyomandibularis VII comes out ventral, under the connection between the stapes and extracolumella, and not above it. Its position in Proteidae and different varieties of its position in Hynobius where it sometimes passes through the basal portion of the rod (figs. 1, 2) show, that in Urodela this nerve has secondary shifted downwards through the mentioned connection. Arteria orbitalis passes ahead under the stapes rudiment. However, sometimes in Ranodon it passes through a foramen in stilus stapedis (fig. 3) and takes the position of the typical arteria stapedia.

The lateral head-vein passes above the stapes base. In Hynobius a dorsal cartilaginous processus is developing which partly (fig. 1, *pd*) or completely (fig. 5) surrounds this vein. In Urodela from the dorsal wall of the first visceral fold a small bud-like epithelial outgrowth is developing which may be compared with the provisory rudiment of Thymus. Such epithelial outgrowth in Hynobiidae are of considerable size (fig. 7, *ty*) and sometimes their connection with the pharyngeal epithelium is remained for a considerable period. By their position (fig. 10) and the pattern of development they resemble the rudiment of the tympanic cavity in Anura. They are divided in some separate parts (fig. 9) and at the time of metamorphosis frequently give rise to isolated epithelial vesicles (figs. 11, 12). These are, undoubtedly, vestiges of the tympanic cavity. Contemporary with them are rarely found rudiments of the thymus gland (fig. 10, *thy*).

In the ear region of the young Ranodon-larvae alongside of the stapes rudiment bundles of myoblasts are often being found (figs. 13, 14). Later in Hynobiidae also differentiated muscle-bands inserted to stapes are sometimes being found. They take different position, but always arise in connection with the musc. depressor mandibulae. These rudiments may be only the provisory vestiges of the musc. stapedis.

Homology of diverse parts of the ear-ossicle of Hynobiidae is clear. Stapes itself corresponds to the ventral head of the hyomandibulare of the crossopterygian fishes (and, may be, to the pharyngohyale). The dorsal head of the hyomandibulare in Urodela is reduced but its connection with the cranium is being maintained in the form of ligamentum squamoso-stapediale. The ventral cartilaginous rod is homologous to the main part of the hyomandibulare (epihyale). Processus hyoideus quadrati represents apparently the symplecticum; ligamentum hyoquadratum is possibly homologous to the interhyale. The ventral rod of columella has been in some Stegocephalia (Megalocephalus, Dvinosaurus) and in some ancient reptiles (Captorhinus and oth.). In recent reptiles processus internus columellae is, perhaps,

corresponding to the above ventral rod. Processus hyoideus quadrati has been in Stegocephalia too.

All the above data show, that the Urodela have originated from the Stegocephalia with a normal apparatus transmitting sounds from the air.

The shemata refer to the crossopterigian fishes (fig. 15), ancestors of the Tetrapoda and Stegocephalia (fig. 16), to the Hynobiidae and other Urodela (fig. 17), ancestors of the reptiles (fig. 18).

## ON THE MECHANICS OF THE BIRD FLIGHT

G. S. SHESTAKOVA

Institute of Animal Morphology

The paper deals with the mechanics of flight, in particular with the dynamics of the wings of Lariformes under different flight regimes.

Application of high-speed filming enabled the determination of the phases of the wing strokes and its analysis from the aspect of aerodynamical force.

General character of wing movements is more or less alike under all the forms of Lariformes flight. Every stroke may be divided in three phases: 1) drooping of the wing followed by pronation of the distal portion and a slight supination of the proximal portion of the wing; 2) flexion of the wing, drooping and supination of the distal portion and raising of the proximal portion of the wing; 3) raising, straightening and pronation of the carpus.

In the case of an unstable flight, especially, when flapping without progressing, besides the increase of the stroke amplitude and more horizontal trajectory of the wing movements, the rotatory movement of the distal wing portion, i. e. supination with flexing and drooping of the carpus, is more strongly exhibited; it evokes the increase of the attack angle in this wing portion. The following pronation accompanying the raising and straightening of this region of the wing is also more strongly exhibited. These phenomena are the most clearly exhibited and combinated with the forward drift of the carpus in the case of flapping in rosite tern (Sterninae). In such cases the wing stroke represents an oscillatory-semi-rotatory movement, which is close to the horizontal one. Thus the wing beats the air now with its upper, now with its lower surface.

Attack angle in the proximal portion of the wing is all the time a positive one, attaining some times as much as 45°, when the wing is drooped, and only 10 to 15°, when the wing is raised.

Thus the proximal portion of the wing is all the time producing raising force.

In the distal portion of the wing the attack angle is positive in the first phase, decreasing during the wing drooping. This is the period of the highest production of traction. In the second phase a strong increase of the attack angle, ensuring the production of a significant raising force, takes place. In the third phase of the wing stroke the attack angle attains zero in the lower position of the carpus and remains about zero till the wing is raised to its highest position.

Considering, that a stroke directed forward or backward is always followed by the formation of interstices between the feathers, we may assume that the raising of the carpal portion evokes only a very slight frontal resistance, since it does not produce raising force in this phase. The significance of interstices is, in such cases, restricted to the resistance decrease of the

raised wing. In the case of flying up and landing the divergence of the primary feathers on the wing apex may be thought to be connected with their transformation into independent carrying surfaces, which, in all, develop greater aerodynamical force. The constant divergence of primary feathers on the wing apex of the gliders, along with the functioning of the primary feathers as independent carrying surfaces, may be due to the use of air-currents evoked by the bird's flight.

Analysis of the wing strokes of birds leads to the conclusion that a bird's wing is a very labile system with the strongly exhibited ability to selfregulation. Every change of aerodynamical force leads to an automatical modification of the wing form owing to both the feather plasticity and mobility in joints, and restores optimal conditions of the aerodynamical force utilization.

## NEW ORNITHOLOGICAL FINDINGS ON THE NORTHERN SHORE OF THE OKHOTSK SEA

**A. P. VAS'KOVSKY**

**Magadan Section of the Geographical Society of the USSR**

Observation results on the birds inhabiting the northern shore of the Okhotsk sea are presented in the paper. They prove that on this site many species of birds are nesting, which nesting range, according to the generally accepted conceptions, did not include this region.

In this region nesting of the following birds is proved or presumed: Pica pica, Leucosticte arctoa pustulata, Emberiza leucocephalos, Anthus trivialis, Budytes taivana, Paris atricapillus baicalensis, Aegithalos caudatus caudatus, Muscicapa sibirica, Locustella lanceolata, Locustella ochotensis, Larvivora cyane, Oreopneuste fuscata fuscata, Tinnunculus tinnunculus döerrisi, Buteo buteo burmanicus, Clangula hyemalis, Colymbus adamsii, Aethia psittacula, Sterna hirundo longipennis, Larus ridibundus, Rissa tridactyla pollicaris, Eudromias morinellus, Cirripedesmus mongolus, Mesoscolopax minutus, Heteroscelus brevipes, Calidris tenuirostris, Botaurus stellaris orientalis.

L. Shulpin's statement concerning the nesting of Lyrurus tetrix in the observed region is disproved. Thus, in the ornithofauna of the studied region such species are represented which were previously observed only more southward (Larvivora cyane, Emberiza leucocephalos, Anthus trivialis, Locustella lanceolata, L. ochotensis, Muscicapa sibirica, Buteo buteo, Botaurus stellaris).

On the other hand, in the lower vertical belt of this region located in the latitude of Leningrad certain birds, common in tundra and forest-tundra, are nesting (Clangula hyemalis, Colymbus adamsii, Rissa tridactyla, Aethia psittacula, Buteo lagopus, somewhat eastward from the region range Calcarius lapponicus, Anthus cervina, Anser albifrons, Lagopus mutus, Aethia pygmaea and Calidris temminckii are nesting).

This paradoxical combination of taiga forms and tundra-dwellers in the lower vertical belt is the most characteristic feature of the fauna (and flora) of this region; it represents a portion of a broader phenomena complex, which may be designated as horizontal inversion of geographical zonality, including climatic, biogeographical, phenological and some other peculiarities of the northern Okhotsk region.

One of the instances of this inversion represents the tundra distribution as far as the western shore of Babushkin bay, i. e. to the eastern margin of the observed region, as well as large plakor-tundra areas alternating with

light laricetum musceto-lichenetum. Thus, Magadan (and the adjacent narrow strip of Okhotsk shore) lies in the sub-zone of forest-tundra, which encircles taiga zone from the South and East. Local ornithofauna composition reflects this paradoxical phenomenon.

Alpine belt of the northern Okhotsk region is characterized by the nesting of a peculiar complex of birds: Limonites subminuta, Mesoscolopax minutus, Heteroscelus brevipes, Cirrepedesmus mongolus, presumably, Calidris tenuirostris, Eudromias morinellus, Leucosticte arctoa pustulata, Anthus pispoletta japonica, Oenanthe oenanthe.

The composition of the alpine ornithofauna of a vast mountainous territory from Nelkan in the south to the estuary of Yana and Kolyma in the north is, in general, one and the same on the whole territory, connecting the alpine belt of this territory into one ornithological unity.

## BIOLOGICAL OBSERVATIONS ON THE HEDGEHOGS ERINACEUS AURITUS GM. AS RESERVOIRS OF THE LEPTOSPIRAE

D. I. BIBIKOV

Central-Asia Research Anti-Plague Institute

A wide distribution of the infection of hedgehogs Erinaceus auritus Gm. with Leptospirae was revealed in the north-eastern part of the Stavropol territorium in 1949.

The representatives of the species E. auritus were quite common in the region under observation, being particularly abundant nearly the settlements as well as in the shrubberies along the earthen fences. The population density of the adult hedgehogs attained as much as 1,1 specimen per ha. The density was somewhat lower on the grazings and in the forest belts. The connection of hedgehogs with the farm buildings may be due to the peculiarities of the feeding habits of the hedgehogs and also to a great quantity of shelters found in the farm buildings.

The most preferred food of hedgehogs are the insects, in particular, the tenebrionids, followed by lizards, amphibians and rodents. It is the insects developing in the poltry dung and manure which, presumably, attract hedgehogs to the settlements.

Among 73 adult hedgehogs analized, males outnumbered the females. This prevalence was still more evident among the hedgehogs infected with Leptospirae. These data, along with the less degree of fatness in the males, reveal their higher activity compared with that of the females in summer.

Most of the females littered in July. The number of the youngs attained, in average, 5, 8 (2 to 8). Dry females comprised 12,9 per cent. Embryo resorption was stated in 22 p. c. of the pregnant females. The description of growth and development of the newborn hedgehogs is presented in the paper.

Biology peculiarities of the E. auritus Gm. in the region under observation were favorable to the contact of the mentioned animals with the domestic animals and man. (Some instances of the hedgehogs found in the drinking water basins were stated.) These peculiarities may be connected with the mass infection of hedgehogs with Leptospirae attaining as much as 19 per cent.

## COLONY OF AMERICAN BEAVERS CASTOR CANADENSIS KUHL. IN THE USSR

S. N. MARIN

Institute of Zoology. Academy of Sciences of the Ukrainian SSR

Habitat of American beavers (Castor canadensis Kuhl.) observed in 1953 was found on the river Borkovaya in the Kostopolsk region of the Rovno district, Ukrainian SSR.

Beavers (7 exemplars) were introduced from Poznan in 1933—35 and released in the Borkovaya-river on the territory of the Sussk forestry. Owing to preservation measures and regular feeding, animals were successfully propagating, their population attaining 24 to 33 exemplars by 1938.

During the war (1941—1945), as well as in the period of the terrible draught in 1946, beaver population significantly decreased. Only 2 small beaver families were found on the Borkovaya-river in 1953.

Climatic conditions in the Rovno region are favorable to the beavers. The time of their food storage for the winter period coincides in the Rovno region with that in the northern regions of the U. S. A. Principal summer foods of the American beavers are the same grasses which are preferred by European beavers (C. fiber), but they are not to be found in the lists of the food plants of the American beavers inhabiting North America. Beavers on the Borkovaya-river are feeding on ash and hornbeam which are, under normal conditions, not eaten up by beavers.

The wide selectivity range of foods revealed by the American beaver proves the great ecological plasticity of this species. American beavers may be successfully bred in the USSR in the same niches, which are settled by Castor fiber L.

## ITCH OF THE FOXES CAUSED BY ACARUS SIRO VAR. VULPIS FÜRST. IN THE ESTONIAN SSR

H. I. LING

Institute of Zoology and Botany. Academy of Sciences of the Estonian SSR

1. Mass itch distribution on the territory of the Estonian SSR began in 1941—1942. There were, probably, only two herds of infection: one in the western part of Saarem and the other on the western margin of the continent. Itched horses served, perhaps, as the source of the invasion.

2. Itch irradiation from the herd of spreading results, on one hand, in the continuous extension of the primary herd of spreading, and, on the other hand, owing to the far migrations of single infected specimens, in the formation of secondary herds.

3. Infection distribution is presumably based on normal migrations within the range.

4. One infection cycle may be divided in three phases: 1) infection phase, duration from 2 to 3 years, rapid increase of the infection degree, significant population density decrease; 2) the phase of mass infection, duration from 2 to 5 years, 70 to 90 p. c. of the population infected, population density decreased to minimum; 3) phase of the infection extinction, duration from 3 to 4 years, drastic decrease of the number of infected specimens, continuous increase of the population density.

5. On the plots of natural landscape foxes are either unliable to the itch

or the percentage of infected specimens is a minimal one, and the infection never attains the character of a mass one.

6. Considering itch distribution up to the present, one may fear its penetration to the territory of the Leningrad and Pskov regions, as well as on that of the Latvian SSR in the next 2—3 years, if this itch distribution is not checked.

7. To eliminate itch, population of the foxes on the territory free from this illness, as well as in the adjoining areas, has to be decreased to its minimum during several years.

## DATA ON THE ECOLOGY OF MUSK-DEER IN NORTH-EASTERN ALTAI

**F. D. SHAPOSHNIKOV**

**Chief Administration of the State Game Preserves and Game Management. Ministry of Agriculture of the USSR**

Musk-deers inhabit mountainous cedar and silver-fir woods in Altai. Musk-deer population fluctuations depend upon the intensivity of hunting and activity of predators, in particular of lynxes and wolverines. The food of musk-deer includes 95 species of plant, the arboreal lichens being of the greatest importance. Musk-deers frequent natural salt marshes and eat up lime substrate.

Breeding season of musk-deers begins from the end of November. During this period animals keep together in small groups including from 3 to 7 individuals. They produce one or, more seldom, 2 fawns in June or at the beginning of July. By November the youngs attain 2/3 of adult growth. The weight of the adult musk-deers ranges between 10 and 13 kg. During the moulting the hair on the back of musk-deer is being replaced gradually, whereas on other parts of the body it is replaced simultaneously, the skin areas being left bare. The height of moulting is attained by the end of June or at the beginning of July; it is terminated in the first decade of October. The winter hair grow up to the beginning of December.

Musk-deers are of crepuscular and nocturnal habits. Close feeding relations between the musk-deers and other animals of the mountain-taiga complex are observed.

The following invertebrates are found to parasitize musk-deers: Lipoptena cervi, Cerathophylla gallinae, Ixodes persulcatus, Dermacentor silvarum, Trombidiidae, Trichodectes sp., Sarcosporidia sp., Cystocercus taenuicollis, Dyctyocaulon sp. larva, Pawlowskyonia insexpectata, Thysaniezia ovilla, Setaria schulzi. The parasite fauna of the musk-deers is characterized by the forms which are peculiar only to this animal.

The prevalent part of the musk-sac of the musk-deers contains epithelial cells in the different stages of disintegration. While pairing, musk gets on the reproductive organs of the female; this fact is of importance to the males which distinguish the unfert.lized female from a fertilized one by the scent.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Том XXXV 1956 ВЫП. 7

# ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТЬ МУСКУЛАТУРЫ МИДИЙ И ПИЯВОК В СВЯЗИ С УСЛОВИЯМИ СУЩЕСТВОВАНИЯ ВИДА

Б. П. УШАКОВ

Лаборатория общей и клеточной физиологии ЗИН АН СССР

В работах, посвященных теплоустойчивости мускулатуры земноводных и ракообразных, было показано, что мускулатура животных, принадлежащих к одному виду, обладает одинаковой чувствительностью к нагреванию, а теплоустойчивость мышц у разных видов различна и находится в соответствии с филогенетическим происхождением и температурой местообитания данного вида (Ушаков, 1955). Эта закономерность была обнаружена В. Я. Александровым (1952) на мерцательном эпителии некоторых пойкилотермных животных, и можно предполагать, что она является общей для всех холоднокровных организмов. Настоящая работа ставит перед собой задачу проверить это предположение путем исследования тепловой чувствительности мускулатуры мидий и пиявок.

## Методика

Методика наших опытов была разработана совместно с С. В. Гастевой (Ушаков и Гастева, 1953) и заключалась в изучении продолжительности жизни изолированных из организма мышц при разных температурах с последующим вычерчиванием полулогарифмического графика зависимости скорости потери возбудимости мышц от температуры (рис. 1). Такой график состоит из двух прямолинейных участков: прямолинейный участок в области более низких температур показывает зависимость скорости отмирания мышц от температуры в результате изоляции их из организма (нарушения кровообращения и т. д.); прямолинейный участок в области высоких температур характеризует чувствительность к нагреванию мышечных белков, так как наступление невозбудимости в области высоких температур объясняется тепловой денатурацией белков мышц (A. E. Mirsky, 1937; Буткевич, 1948; Ушаков и Гастева, 1953). В связи со сказанным при сравнении тепловой чувствительности мышц мы ограничивались зоной высоких температур и почти не касались чувствительности мышц при более низких температурах. Таким образом, сделанные нами выводы относятся не только к теплоустойчивости мышечных волокон различных пойкилотермных животных, но в такой же мере распространяются на их мышечные белки (Комкова и Ушаков, 1955; Ушаков, 1956). В качестве объекта исследования были выбраны кожно-мускульный мешок медицинской (Hirudo medicinalis L.) и ложноконской пиявок (Haemopis sanguisuga L.) и ноги двух мидий — Mytilus edulis L. и M. galloprovincialis Lam. Места добычи животных указаны в табл. 1 и 2.

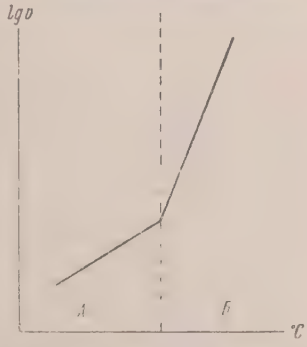



Рис. 1. Схема графического изображения действия температуры на скорость потери возбудимости мышечной ткани (V)

На оси абсцисс — температура, на оси ординат — логарифм скорости потери возбудимости. *А* — влияние температуры на переживание изолированных мышц, *Б* — раздражающее влияние температуры

Кожно-мускульный мешок пиявок приготовлялся по способу Фюнера (H. Fühner, 1921), а препарат из мидий — продольным отсечением ноги от тела моллюска. Приготовленные препараты помещались в заменители полостной жидкости ноги мидий

Таблица 1

**Среднее время развития полной невозбудимости мускулаторы пиявок при различных температурах**

| № серии опыта | Название вида | Местообитание | $Q_{10}$ скорости развития невозбудимости | Средн. время (в мин.) полной потери возбудимости при 30 | 32 | 34° | 35° | 38° | 40° | 42° | 44° | 46° | Примечания |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | Haemopis sanguisuga L | Петрозаводск | 2140 | — | - | -- | 336 | 120 | 58,7 | 19,0 | 3,7 | — | |
| 2 | H. sanguisuga L. | Ленинград | 2140 | 1140 | 5[illegible]9 | 407 | — | 158 | 60,0 | 17,0 | 3,0 | — | 36°— 299 мин. |
| 3 | H. sanguisuga L. | Тула | 2140 | — | -- | - | 315 | 122 | 51,0 | 17,8 | 3,2 | — | |
| 4 | H. sanguisuga L. | Новороссийск | 2140 | — | 579 | -- | 300 | 138 | 64,4 | 17,7 | 4,0 | — | 19°— 2914 мин. |
| 5 | Hirudo medicinalis L. | Московская обл. | 500 | — | | 648 | — | 330 | 181 | 63,4 | 18,2 | 4,6 | 18°—11920 мин.<br>23°— 3248 мин. |

Таблица 2

**Среднее время развития полной невозбудимости мускулатуры ног мидий при различных температурах**

| № п/п | Название вида | Местообитание | Среднее время (в мин.) потери возбудимости при 13° | 17° | 26° | 30° | 32° | 34° | 35° | 36° | 37,5° | 38° | 40° |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | Mytilus edulis L. | Баренцово море | — | 6771 | 1839 | 1150 | — | 56 | — | 5,4 | — | 2,9 | — |
| 2 | M. gallopro vincialis var. frequens Mil. | Черное море, Крым | 3102 | — | — | — | 785 | — | 189 | — | 9,2 | - | 2,9 |
| 3 | M. galloprovincialis var. trepida Mil. | Черное море, Крым | 14125 | — | — | - | 789 | — | 190 | — | 10,8 | — | 2,6 |

Таблица 3

**Отношение ложноконской и медицинской пиявок к температуре**

| № п/п | Показатели различного отношения видов к температурному воздействию | Haemopis sanguisuga L. | Hirudo medicinalis L. | Литературный источник |
|---|---|---|---|---|
| 1 | Северная граница ареала | 65—66°с. ш. | 63°с.ш. | H. Autrum, 1939 |
| 2 | Температура, необходимая для жизни и развития (в °С) | 16,2—24,7 | 22—26 | L. K. Pawlowski, 1937; М. В. Синева, 1949 |
| 3 | Время откладывания коконов в естественных условиях (Западная Европа) | Июнь-август | Июль-август (и до октября) | A. Moquin-Tandon, 1846; R. Leucart u. G. Brandes, 1886—1901; K.Zick, 1933 |
| 4 | Термотаксис | Отсутствует | 33—35° (оптимален) | I. van Baal, 1928; K. Herter, 1929 |
| 5 | Тепловое окоченение (°С) | (42)* | 43,5 | J. A. Miller, 1934; K. Herter, 1929 |

* Данные касаются Haemopis marmorata, а не H. sanguisuga.

в морскую воду, а кожно-мускульный мешок пиявок — в раствор Рингера, лишенный соды. Во время опыта температура этих растворов, налитых в сосуды Дюара, поддерживалась на необходимом уровне с точностью до ±0,2°. О продолжительности жизни мышц при повышенной температуре мы судили по исчезновению электрической возбудимости. Для этого возбудимость мышечных препаратов периодически измерялась при помощи индукционного аппарата Дюбуа—Реймона, в первичную цепь которого были включены батареи (4,5 вольта). Таким способом для каждой исследуемой температуры определялось в минутах среднее для четырех-десяти мышц время исчезновения возбудимости, а по нему высчитывалась средняя скорость потери возбудимости. Последняя является обратной величиной времени развития невозбудимости, при расчетах она для удобства увеличивалась в 10 000 раз (Насонов, 1948). Логарифм этой величины наносился на график зависимости скорости потери возбудимости от температуры, и таким образом получались кривые чувствительности мышц, которые сравнивались друг с другом. Всего было поставлено 276 опытов.

## Результаты опытов и их обсуждение

Рассмотрение экспериментального материала мы начнем с изложения результатов пяти серий опытов с мускулатурой пиявок (табл. 1). При этом четыре серии экспериментов были выполнены с ложноконской пиявкой и одна — с медицинской.

По современным представлениям, вид ложноконской пиявки (Haemopis sanguisuga L.) не делится на подвиды и морфы и является морфологически однородным (L. K. Pawlowski, 1936). В Европейской части Советского Союза он распространен почти повсеместно (Плотников, 1906; Богаевсон, 1935; Щеголев, 1949), и поэтому для того, чтобы выяснить, существуют ли, или отсутствуют внутривидовые различия температурной чувствительности мускулатуры у этого вида, мы ставили опыты на животных, пойманных на различных широтах. В результате был собран материал, касающийся ложноконских пиявок из районов Петрозаводска, Ленинграда, Тулы и Новороссийска. Сопоставление теплоустойчивости мускулатуры для всех четырех представителей сделано на рис. 2.

Экспериментальные точки на графиках для этих четырех объектов располагаются очень близко друг к другу и позволяют провести только одну общую для них всех кривую чувствительности. Последняя по своей форме точно воспроизводит кривую на схематическом рисунке 1, причем наименьший разброс точек наблюдается именно в области высоких температур (40—44°). Следовательно, теплоустойчивость кожно-мускульного

мешка ложноконских пиявок не обнаруживает каких-либо вариаций в пределах этого вида.

С другой стороны, сравнивая теплоустойчивость мускулатуры ложноконской и медицинской пиявок, легко убедиться в наличии значительного различия между ними (рис. 3). Так, оказалось, что мышечные волокна ложноконской пиявки в области высоких температур на всем протяжении

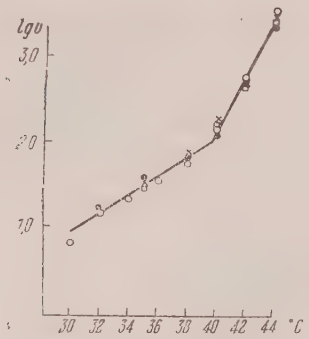



Рис. 2

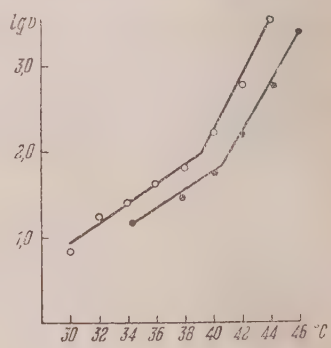



Рис. 3

Рис. 2. Совпадение кривых температурной чувствительности кожно-мускульного мешка ложноконских пиявок из Петрозаводска (квадратики), Ленинграда (белые кружки), Тулы (крестики) и Новороссийска (черные кружки)

Рис. 3. Сравнение кривых тепловой чувствительности мускулатуры двух видов пиявок — ложноконской (белые кружки) и медицинской (черные кружки)

менее устойчивы к нагреванию по сравнению с мышечными волокнами медицинской пиявки. Такое различие в чувствительности мускулатуры находится в соответствии с географическим распространением этих видов, так как и южная и северная границы ареала Haemopis sanguisuga проходят севернее соответствующих границ области распространения Hirudo medicinalis (H. Autrum, 1939). По данным Павловского (L. K. Pawlowski, 1937), ложноконские пиявки в естественных условиях живут при температуре 16,2—24,7°, что совпадает и с нашими немногочисленными измерениями температуры в водоемах, в которых мы находили пиявок (см. также Ушаков и Черепанова, 1954). Что касается медицинских пиявок, то для нормального развития и размножения они требуют более высокой температуры, равной, по опытам М. В. Синевой (1949), 22—26°. Соответственно откладывание коконов в Западной Европе у ложноконских пиявок начинается уже в июне, тогда как размножение медицинских пиявок задерживается до июля-августа, когда температура водоемов значительно повышается. Различие в питании у этих видов пиявок также говорит в пользу бо́льшей теплолюбивости медицинской пиявки, поскольку у нее имеется резко выраженный положительный термотаксис, отсутствующий у ложноконской. Для наглядности нами составлена табл. 3, показывающая, что различие в теплоустойчивости мускулатуры пиявок находится в соответствии с экологическими особенностями существования обоих видов.

С мускулатурой ноги мидий было поставлено три серии опытов: две серии — с черноморской мидией (Mytilus galloprovincialis Lam.) и одна — с баренцовоморской мидией (M. edulis L.) (табл. 2).

Полиморфный вид Mytilus galloprovincialis включает в себя несколько экологических вариететов (Зернов, 1913; Милашевич, 1916). В работе были использованы два вариетета; иловая мидия (M. galloprovincialis var. frequens Mil.) и скаловая мидия (M. galloprovincialis var. trepida Mil.).

Сравнение теплоусточивости мышц этих двух вариететов представляет особый интерес, так как они резко отличаются друг от друга температурой обитания. Скаловых мидий мы собирали в прибрежной полосе, на

глубине 10—30 см, т. е. в поверхностных слоях моря, температура которых испытывает сезонные колебания от 1 до 26 и даже до 27° (Воробьев, 1938; Зенкевич, 1947). В противоположность этому иловые мидии добывались драгированием дна на значительной глубине (20—30 м), где окружающая моллюсков температура колеблется в течение года в значительно меньших пределах — от 6 до 17°.

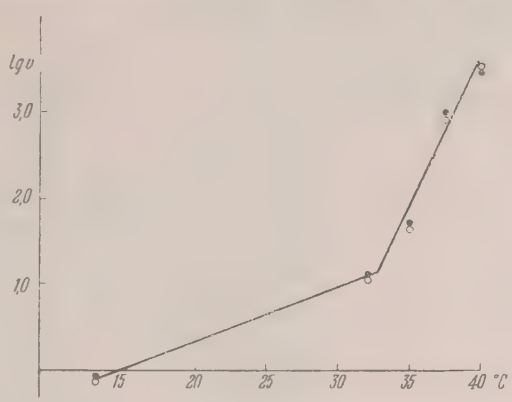



Рис. 4. Совпадение кривых тепловой чувствительности мускулатуры иловой (черные кружки) и скаловой (белые кружки) разновидностей Mytilus galloprovincialis Lam.

Несмотря на резкую разницу в температуре обитания обоих вариететов M. galloprovincialis, оказалось, что их мускулатура обладает одинаковой чувствительностью к нагреванию (рис. 4). Эти данные еще раз подтверждают сделанный нами вывод, согласно которому все представители пойкилотермных животных, относящиеся к одному виду, независимо от местообитания, обладают одинаковой теплоустойчивостью мышечной ткани.

К иным результатам приводит сравнение теплоустойчивости мускулатуры ног двух разных видов мидий из Черного и Баренцова морей. Из графика, изображенного на рис. 5, очевидно, что мышцы баренцовоморского вида — M. edulis гораздо хуже переносят нагревание; кривая чувствительности их мускулатуры на 2—2,5° сдвинута в область более низких температур. На основании экологических особенностей, характерных для данных видов, такое соотношение в теплоустойчивости мускулатуры можно было предсказать заранее, поскольку и географическое распространение, и отношение их к окружающей температуре показывает, что M. edulis является по сравнению с M. galloprovincialis гораздо более холодолюбивым видом (табл. 4). Соответствие между температурой обитания животных и теплоустойчивостью их мускулатуры и в данном случае совершенно очевидно.

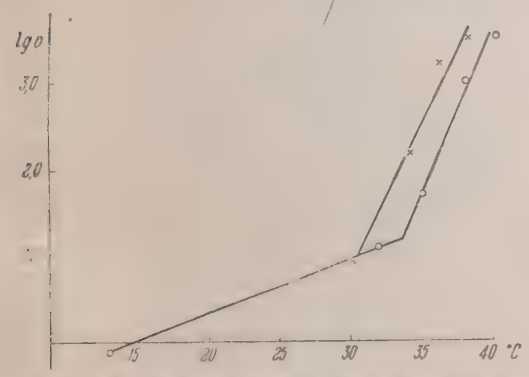



Рис. 5. Сравнение кривых температурной чувствительности мускулатуры двух видов мидий — Mytilus edulis L. (крестики) и M. galloprovincialis Lam. (кружки)

Систематическое положение исследованных нами видов мидий до настоящего времени не совсем ясно. Отсутствие резких морфологических отличий побуждает большинство авторов считать их разными вариететами одного широко распространенного бореального вида — M. edulis L. (J. H. Orton, 1919—1922; Воробьев, 1938; Паленичко, 1948; Савилов, 1953). Вместе с тем другие авторы считают черноморских мидий самостоятельным видом — M. galloprovincialis Lam. (Милашевич, 1916; Виноградова, 1950). Отчетливое различие в теплоустойчивости мускулатуры

Таблица 4

**Отношение M. edulis L. и M. galloprovincialis Lam. к температуре**

| № п/п | Показатели различного отношения видов к температурному воздействию | M. edulis L. | M. galloprovincialis Lam. | Литературный источник |
|---|---|---|---|---|
| 1 | Северная граница ареала | 72° с. ш. | <49° с. ш. | И. И. Месяцев, 1931; К. О. Милашевич, 1916; |
| 2 | Температура местообитания (°С) | 0,2—17 (Баренцово море) | 1—26 (Черное море) | Т. А. Матвеева, 1948; В. П. Воробьев, 1938 |
| 3 | Нижняя критическая температура (°С) | Ниже 0 | Около 1 | B. Havinga, 1929; В. П. Воробьев, 1938; З. Г. Паленичко, 1948; |
| 4 | Остановка роста при охлаждении (°С) | Ниже 2 | 4—5 | Т. А. Матвеева, 1948; В. П. Воробьев, 1938 |
| 5 | Температура при размножении (°С) | 4—16 | 8—23 | Он же, 1938 |
| 6 | Температура для нормального развития зародышей (°С) | 4—16 | 8—23 | S. Runnström, 1927, 1929; В. Н. Никитин, 1934 |
| 7 | Оптимальная температура (°С) | 4—20 | 8—26 | В. П. Воробьев, 1938; H. S. Coulthard, 1929 |

обоих представителей является, по нашему мнению, доказательством в пользу второй точки зрения, и, следовательно, M. edulis и M. galloprovincialis нужно считать самостоятельными видами.

В работе, посвященной изучению температурной чувствительности мышц земноводных, было показано, что изменение теплоустойчивости мышечных волокон более теплолюбивых видов специфично по отношению к температуре и не связано с общим повышением стойкости мускулатуры к любому повреждающему воздействию. Этот результат представляется нам принципиально важным, так как на его основе удается доказать наличие избирательного клеточного приспособления вида к окружающим температурным условиям. Ввиду важности вопроса мы решили повторить эти опыты на мускулатуре мидий. В качестве неспецифического раздражителя был выбран этиловый спирт, 5,0, 1,5, 10,0, 15,0 и 20,0%-ные растворы которого приготовлялись на морской воде. Во всем остальном опыты со спиртом точно воспроизводили методику опытов по изучению действия температуры, так как они тоже сводились к определению времени потери возбудимости мышц в растворах спирта различной крепости.

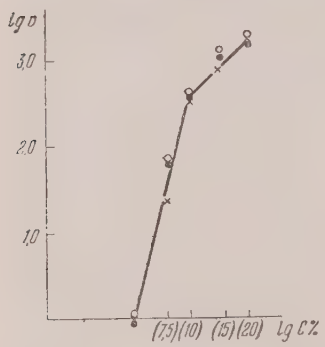



Рис. 6. Совпадение кривых чувствительности мускулатуры мидий к этиловому спирту: Mytilus galloprovincialis Lam., иловая разновидность — черные кружки, скаловая — белые; Mytilus edulis L. — крестики

На оси абсцисс — логарифм концентрации спирта (С %)

Вычисленные логарифмы средних скоростей потери возбудимости мышц наносились на логарифмический график зависимости скорости процесса от концентрации этилового спирта. Такой способ изображения является наиболее удобным при исследовании действия на мышцы различных химических веществ (Насонов, 1948).

Опыты ставились на мускулатуре ног как баренцовоморской, так и черноморской мидии, причем у второго объекта изучению подверглись мышцы и иловой, и скаловой разновидностей. Всего с тремя объектами было поставлено 113 опытов, результаты которых нанесены на логарифмический график (рис. 6). Несмотря на резкие различия в температурной реакции, все виды оказались одинаково чувствительными по отношению к спиртовому воздействию, т. е. и на основании опытов, поставленных с мускулатурой мидий, можно утверждать, что прямое клеточное приспособление вида к окружающим температурам имеет селективный (избирательный) характер.

Все выводы, которые мы делали до сих пор, касались только чувствительности мышц в области высоких температур. Вместе с тем исследование чувствительности изолированных мышц в зоне несколько более низких температур (рис. 1, *А*) не лишено известного методического интереса. Дело в том, что исчезновение возбудимости мышц в этом случае объясняется обычно или накоплением кислых продуктов обмена, или истощением энергетических запасов волокон, т. е. в конечном счете оно определяется интенсивностью обмена веществ исследуемой мышцы.

Температурные кривые чувствительности мышц двух систематически близких видов животных, отличающихся по своей чувствительности в области высоких температур, обычно имеют общую часть кривой в области низких температур. Кривые тепловой чувствительности мускулатуры мидий являются в этом отношении типичными (рис. 5). Такое положение заставляет думать, что мускулатура близких видов обладает приблизительно одинаковым обменом веществ, который для обоих видов в равной мере ускоряется с увеличением температуры.

Если это толкование правильно, то расхождение кривых чувствительности двух видов пиявок в области низких температур должно указывать на существенное различие в их тканевом обмене (рис. 3); при этом поскольку кривая чувствительности кожно-мускульного мешка ложноконской пиявки располагается выше соответствующей кривой медицинской пиявки, следует думать, что мускулатура Haemopis sanguisuga обладает более интенсивным обменом веществ. Биохимических данных, касающихся специально обмена веществ мышечной ткани этих видов пиявок, нами не найдено, однако все, что нам известно, подтверждает это предположение. Так, оказалось, что в одинаковых условиях потребление кислорода ложноконской пиявкой в 1,5—2,5 раза превышает потребление кислорода медицинской пиявкой (H. Autrum u. E. Graetz, 1934; K. Sgonina, цит. по K. Herter, 1939). Кроме того, по сравнению с Hirudo medicinalis, Haemopis sanguisuga обладает гораздо более активными тканевыми ферментами (H. Autrum u. E. Graetz, 1934). Таким образом, объяснение различия в температурной чувствительности мускулатуры обоих видов пиявок в зоне низких температур разницей в интенсивности их основного обмена кажется нам весьма правдоподобным.

## Заключение

Исследование теплоустойчивости мускулатуры червей, моллюсков, ракообразных и земноводных привело нас к однотипному результату, который был выявлен В. Я. Александровым на мерцательном эпителии ряда пойкилотермных животных. Следовательно, мышечная ткань оказалась очень удобным объектом для изучения тканевой адаптации организма к окружающим температурным условиям, и полученные в опытах с мускулатурой данные могут быть распространены и на другие ткани. При этом оказалось, что прямое приспособление клеток холоднокровных животных к определенному температурному режиму можно констатировать только при сравнении различных видов и в то же время его нельзя обнаружить, исследуя различных представителей одного и того же вида, живущих в разных местах и даже относящихся к разным подвидам.

Постоянство теплоустойчивости тканей в пределах одного вида у животных, обитающих в разных климатических условиях, может объясняться в известной степени тем обстоятельством, что фактически все представители одного вида живут в условиях одинакового микроклимата. В значительной мере это достигается суточным и сезонным перемещением животных в зону с оптимальной для них температурой. Так, например, медицинские пиявки при неблагоприятных условиях могут уходить в грунт на глубину до 1 м (Кобахидзе, 1924). Аналогичных примеров можно привести бесчисленное множество. Однако такое объяснение фактов не может быть единственным уже по одному тому, что не все животные способны к активному перемещению.

Из всех объектов, с которыми мы работали, только мидии ведут прикрепленный образ жизни, поэтому отсутствие различий в теплоустойчивости мышц у двух экологических вариететов их представляет особенный интерес. Как уже указывалось выше, температурные условия обитания скаловых и иловых мидий весьма различны. Несмотря на это обстоятельство, мускулатура их обладает одинаковой чувствительностью к нагреванию, и поэтому можно говорить об одинаковой для обоих вариететов теплоустойчивости тканей. В соответствии с различиями в температуре обитания, размножение скаловых мидий в районе Карадага продолжается до августа, в то время как иловые мидии размножаются и в сентябре (Виноградова, 1950). Таким образом, приспособление к различным температурам происходит в данном случае без изменения теплоустойчивости клеток организма и заключается в смещении биологического цикла животных.

Эти примеры показывают правильность точки зрения В. Я. Александрова, согласно которой приспособление организма к различным температурам может осуществляться различными путями даже в тех случаях, когда реакция клеток не претерпевает заметных изменений.

В связи со сказанным при изучении конкретных путей приспособления организма к окружающим условиям рационально различать два типа адаптивных реакций: во-первых, прямое приспособление клеток организма к определенному экологическому фактору, которое мы предлагаем назвать тканевым, или клеточным, приспособлением организма, и, во-вторых, приспособление организма как целостной системы, которое можно назвать поэтому системным приспособлением организма. Последний тип включает в себя самые разнообразные способы адаптации, не связанные с прямым приспособлением клеток и тканей животного: изменение поведения, различные функции организма, направленные к поддержанию постоянства внутренней среды, смещение цикла развития, спячка и т. д. Таким образом, клеточный механизм адаптации представляет собой только определенную часть адаптации организма в целом, и поэтому реакция приспособления многоклеточного организма к различным факторам внешней среды несоизмеримо шире и совершенней адаптации входящих в его состав клеток и тканей.

Это положение с очевидностью вытекает из всего известного нам экспериментального материала и едва ли требует дополнительной аргументации. Вместе с тем оно объясняет большую группу фактов, полученных в ряде работ Пельзенеера (P. Pelseneer, 1901), Аппелёва (A. Appelöf, 1912), Ортона (I. H. Orton, 1919—1922), Руннстрёма (S. Runnström, 1927, 1929, 1936) и Экмана (S. Ekman, 1953). Изучая зависимость оплодотворения и начала развития видов от температуры окружающей воды, авторы выяснили, что большинство видов, которые во взрослом состоянии являются эвритермными, во время размножения и первых стадий эмбрионального развития проявляют значительную стенотермию. При этом было показано, что в большинстве случаев диапазон температур, необ-

ходимых животным в репродуктивный период жизни, в пределах одного вида существенно не изменяется. Так, Руннстрём установил, что развитие и размножение бореально-арктических видов происходит только при температуре от 1 до 11°, бореальных — от 4 до 16° и бореально-средиземноморских — от 8 до 23°. Благодаря этому обстоятельству размножение различных представителей у большинства широко распространенных видов холоднокровных животных протекает не одновременно, а последовательно. У животных, обитающих в меньших широтах, оно обычно падает на более ранние, а значит, и более холодные месяцы года, чем у представителей того же вида, но распространенных в бо́льших широтах. При этом, по мнению Ортона, Руннстрёма и Экмана, температуры, необходимые животным в репродуктивный период, являются основным фактором, ограничивающим географическое распространение данного вида.

Отсутствие различий в теплоустойчивости клеток в пределах одного вида обусловливает, по нашему мнению, относительное постоянство температуры обитания большинства пойкилотермных видов в период размножения, так как в этот период организм потомства проходит клеточные стадии развития — стадии половых клеток, оплодотворения, дробления и т. д. Совершенно очевидно, что системная адаптация у зародышей в это время или отсутствует, или в полной мере еще не развита. В доказательство нашей точки зрения можно привести данные, полученные Пельзенеером на зародышах многих морских беспозвоночных животных и А. В. Рюминым (1939) на головастиках травяной лягушки; эти данные доказывают значительное увеличение теплоустойчивости эмбрионов в процессе развития.

Причина одинаковой чувствительности клеток к повышенной температуре у животных, принадлежащих к одному виду, заключается в видовой специфичности клеточных белков, поскольку устойчивость мышечных волокон к повышенной температуре всецело определяется теплоустойчивостью белкового субстрата мышечной ткани (Ушаков и Гастева, 1953; Ушаков, 1956). По данным Гельбрунна (L. Heilbrunn, 1924), тепловая смерть яйцевых клеток морских животных (моллюсков и морских ежей) тоже определяется теплоустойчивостью их протеинов, коагуляция которых всегда предшествует отмиранию клеток, поэтому проводимая нами параллель основана не на внешней аналогии, а на принципиальной общности механизма действия высокой температуры как на самые ранние этапы онтогенеза, так и на соматические клетки взрослого организма.

Предлагаемая нами точка зрения удовлетворительно объясняет отсутствие клеточной адаптации к повышенной температуре внутри одного вида, так как повышение теплоустойчивости клеток может быть только результатом коренного изменения тканевого обмена веществ, обусловленного изменением белковой структуры клеток, что́, в свою очередь, повело бы к значительным изменениям в физиологии и морфологии организма и тем самым — к образованию уже другого вида животного. Есть все основания считать, что такой процесс видообразования действительно имеет место, поскольку теплоустойчивость клеток систематически близких животных находится в соответствии с температурой их обитания. Вместе с тем, как правило, адаптивное изменение организма существенно не затрагивает его белковой структуры и реализуется за счет системных приспособлений, которые выражаются в изменении поведения животного, в смещении его биологического цикла, в общем повышении или понижении обмена веществ и т. д. У различных представителей одного и того же вида эти приспособления осуществляются разными путями, обусловливая тем самым появление новых рас и подвидов. Таким образом, различные способы системного приспособления организмов, наряду с мелкими морфологическими изменениями, являются теми систематическими признаками, которые позволяют отличать одну разновидность животного от другой.

У некоторых пойкилотермных животных можно наблюдать адаптивное увеличение теплоустойчивости организмов в пределах одного вида[1], и поскольку в пределах одного вида устойчивость тканей постоянна, можно думать, что это приспособление не связано с изменением теплоустойчивости клеток. Такая системная адаптация организма может быть эффективной только в том случае, если тепловая смерть целого организма наступает при гораздо более низкой температуре по сравнению с температурой, вызывающей смерть его клеток. Последнее действительно имеет место, так как, согласно нашим опытам, у животных, находящихся в тепловом параличе, мышечные волокна не теряют возбудимости и еще способны отвечать на раздражение электрическим током. То же самое должно быть справедливым и для мерцательного эпителия, поскольку его теплоустойчивость гораздо выше теплоустойчивости мышечной ткани. Эти сопоставления, с одной стороны, убедительно показывают ту огромную роль, которая принадлежит системной адаптации в борьбе вида за существование и, с другой, позволяют утверждать, что в процессе онтогенеза повышение стойкости организма к нагреванию не только достигается благодаря развитию системных приспособлений, но сопровождается также общим увеличением теплоустойчивости всех клеток организма. В результате этого процесса у взрослого животного тканевая устойчивость возрастает так сильно, что не мешает осуществлению более подвижной системной адаптации.

Нарисованная нами картина соотношения чувствительности организма и его клеток к повышенной температуре у пойкилотермных животных, изменение температурной чувствительности в онтогенезе и значение клеточной и системной адаптации в эволюционном процессе, конечно, не может претендовать на законченный анализ проблемы; многое из сказанного требует дополнительных доказательств и является спорным; тем не менее она логически объединяет многие разрозненные факты и может оказаться полезной гипотезой при дальнейшем исследовании.

При изложении работы мы стремились придерживаться только тех обобщений, которые находятся в непосредственной связи с нашим экспериментальным материалом, и совсем не ставили перед собой задачи рассматривать всю проблему адаптации в целом. Дальнейшее исследование должно показать, в какой мере выводы, сделанные нами по отношению к тепловому воздействию, могут быть распространены на адаптацию организма к другим экологическим факторам. В отношении клеточной адаптации животных к окружающей солевой среде такая работа уже начата (Ильинская и Ушаков, 1952).

## Выводы

1. При исследовании адаптации животных к различным экологическим факторам следует различать два типа приспособлений: приспособление клеточного типа, которое обусловлено прямым приспособлением всех клеток животного к данному фактору, и приспособление системного типа, при котором адаптация достигается изменением организма как целостной системы (приспособительное изменение поведения, биологического цикла и т. д.).

2. Исследование теплоустойчивости мускулатуры нескольких представителей мидий и пиявок в связи с условиями существования полностью подтвердило те выводы, которые были сделаны нами при изучении теплоустойчивости мускулатуры земноводных и ракообразных, и поэтому есть основание считать, что они приложимы к мускулатуре всех пойкилотермных животных.

---

[1] В качестве примера такого рода можно привести вид Mytilus edulis, представители которого из Баренцова моря имеют верхний температурный предел между 15 и 20°, в то время как представители того же вида из Балтийского моря обладают более высоким температурным пределом, расположенным выше 20° (Беляев, 1954).

3. Теплоустойчивость мускулатуры пойкилотермных животных, принадлежащих к одному виду, в значительной мере не зависит от микроклиматических условий, в которых обитает данное животное, и является его видовым признаком, обусловленным видовой специфичностью клеточных белков. В пределах одного вида адаптация к различным условиям обитания осуществляется благодаря системному приспособлению организма.

4. Теплоустойчивость мускулатуры близких видов холоднокровных животных различна и находится в явном соответствии с микроклиматическими условиями жизни вида и его филогенетическим происхождением. Эти данные показывают, что в процессе видообразования холоднокровных значительную роль играет адаптация именно к температурным условиям существования, причем эта адаптация принадлежит к клеточному типу и связана с адаптивным приспособлением белкового субстрата организма.

### Литература


Александров В. Я., 1952. О связи между теплоустойчивостью протоплазмы и температурными условиями существования, ДАН СССР, т. LXXXIII, № 1.

Беляев Г. М., 1954. Физиологические различия между представителями одних и тех же видов водных беспозвоночных в экологически различных водоемах, III Экол. конференция, Тезисы докл., ч. II, Киев.

Буткевич В. П., 1948. Действие термического раздражителя на мышечную ткань лягушки, Вестн. ЛГУ, № 1.

Виноградова З. А., 1950. Материалы по биологии моллюсков Черного моря, Тр. Карадагск. биостанции АН УССР, вып. 9.

Воробьев В. П., 1938. Мидии Черного моря, Тр. Азово-Черноморск. н.-иссл. ин-та рыбн. хоз-ва и океаногр., вып. 11.

Зенкевич Л. А., 1947. Фауна и биологическая продуктивность моря, Изд-во «Сов. наука», М.

Зернов С. А., 1913. К вопросу об изучении жизни Черного моря, Зап. Академии наук, 8 серия, т. 32, № 1.

Ильинская Н. Б. и Ушаков Б. П., 1952. Особенности солевого парабиоза ретракторов Phascolosoma margaritaceum, ДАН СССР, т. LXXXIII, № 6.

Иоганссон Л., 1935. Определитель пиявок, изд. ЦУЕГМС.

Кобахидзе Д. Н., 1942. К выяснению местообитаний медицинской пиявки в природных условиях Грузии, Сообщ. АН Грузинск. ССР, т. 3, № 1.

Комкова А. И. и Ушаков Б. П., 1955. Температурная инактивация аденозинтрифосфатазы мышц травяной и озерной лягушек, ДАН СССР, т. CII, № 6.

Матвеева Т. А., 1948 Биология Mytilus edulis L. Восточного Мурмана, Тр. Мурманск. биостанции, т. I.

Месяцев И. И., 1931. Моллюски Баренцова моря, Тр. Гос. океаногр. ин-та, т. I, вып. 1.

Милашевич К. О., 1916. Моллюски русских морей, Фауна России, т. I.

Насонов Д. Н., 1948. Контрактуры поперечнополосатых мышц, полученные действием изоамилового спирта, ДАН СССР, т. LXIII, № 5.

Никитин В. Н., 1934. Гудаутская устричная банка, Тр. Науч. рыбохоз. и биол станции Грузии, т. I, вып. 1.

Паленичко З. Г., 1948. Особенности биологии беломорской мидии, Зоол. журн., т. XXVII, вып. 5.

Плотников В., 1906. Glossosiphoniidae, Hirudinidae и Herobdellidae Зоомузея Академии наук, Ежегодн. Зоол. музея Академии наук, т. 10.

Рюмин А. В., 1939. Температурная чувствительность позвоночных животных и биологический путь происхождения теплокровных форм, Сб. студ. науч. работ МГУ, вып. 6.

Савилов А. И., 1953. Рост и его изменчивость у беспозвоночных Белого моря: Mytilus edulis, Mya arenaria и Balanus balanoides, Тр. Ин-та океаногр. АН СССР, т. VII.

Симева М. В., 1949. Биологические наблюдения над размножением медицинской пиявки, Зоол. журн., т. XXVIII, вып. 3.

Ушаков Б. П., 1955. Теплоустойчивость соматической мускулатуры земноводных в связи с условиями существования вида, Зоол. журн., т. XXXIV.— 1956. Теплоустойчивость клеточных белков холоднокровных животных в связи с видовым приспособлением к температурным условиям существования, Журн. общ. биол., т. 17, вып. 2.

Ушаков Б. П. и Гастева С. В., 1953 Температурный коэффициент термонаркоза соматической мускулатуры, ДАН СССР, т. LXXXVIII, № 6.

Ушаков Б. П. и Черепанова Т. Н., 1954. Действие термического раздражителя на соматическую мышцу пиявки (Haemopis sanguisuga). Уч. зап. ЛГУ, серия биол., № 164.
Щеголев Г. Г., 1949. Пиявки (Hirudinea), Жизнь пресных вод СССР, т. 2.
Appellöf A., 1912. Über die Beziehungen zwischen Fortpflanzung und Verbreitung mariner Tierformen, Verh. 8, Int. Zool. Kongr., Graz.
Autrum H., 1939. Hirudineae, VII. Geogr. Verbreitung, Bronns Klassen u. Ordnungen d. Tierreichs. Bd. 4, Abt. 4, T. 2, Lfg. 4.
Autrum H. u. Graetz E., 1934. Vergleichende Untersuchungen zur Verdauungsphysiologie der Egel, Zschr. vergl. Physiol., Bd. 21, Hft. 3.
Baal I. van, 1928. Versuche über Temperatursinn an Blutegeln, Zschr. vergl. Physiol., Bd. 7, Hft. 3.
Coulthard H. S., 1929. Growth of the sea mussel, Contrib. to Canad. Biol. a. Fish., vol. 4, No. 10.
Ekman S., 1953. Zoogeography of the sea, London.
Fühner H., 1922. Nachweis und Bestimmung von Giften auf pharmakologischem Wege, Hand. biol. Arbeitsmethoden, Abt. 4, T. 7.
Havinga B., 1929. Krebse und Weichtiere, Handb. d. Seefischerei Nordeuropas, Bd. 3, Hft. 2
Heilbrunn L., 1924. The colloid chemistry of protoplasm, Amer. J. Physiol., vol. 69.
Herter K., 1929. Temperaturversuche mit Egeln, Zschr. vergl. Physiol., Bd. 10.—1939. Hirudineae, V. Die Physiologie der Hirudineen, Bronns Klassen u. Ordnungen d. Tierreichs, Bd. 4, Abt. 3, Buch 4, T. 2, Lfg. 1.
Leuckart R. u. Brandes G., 1886—1901. Ein Hand- und Lehrbuch für Naturforscher und Ärzte, $1_2$, Leipzig.
Mirsky A. E., 1957. Contraction of muscle and denaturation of Myosin, Proc. of Soc. f. Exper. Biol. a. Med., vol. 37, No. 1.
Moquin-Tandon A., 1846. Monographie de la famille des Hirudinées, Paris.
Orton J. H., 1919—1922. Sea — temperature, bruding and distribution in marine animals, J. Marine Biol. Ass. of the United Kingdom, vol. 12.
Pawlowski L. K., 1936. Über die sogenannten Varietäten des Egels Haemopis sanguisuga (Linn.), Ann. Mus. zool. Polonici, t. II, N. 9.— 1937. Bemerkungen über die ökologische Verbreitung der Hirudineefauna in den Gebirgsbächen der polnischen Ostkarpaten, Verhandl. Int. Vereinig. f. theor. u. angew. Limnol., vol. 8, T. 2.
Pelseneer P., 1901. Sur le degré d'eurythermie de certaines larves marines, Bull. Ac. R. Sci. Belgique, № 5.
Runnström S., 1927. Über die Thermopathie der Fortpflanzung und Entwicklung mariner Tiere in Beziehung zu ihrer geographischen Verbreitung, Bergens Mus. Årbok. Nr. 2.—1929. Weitere Studien über die Temperaturanpassung der Fortpflanzung und Entwicklung mariner Tiere, ibidem, Nr. 10.—1936. Die Anpassung der Fortpflanzung und Entwicklung mariner Tiere an die Temperaturverhältnisse verschiedener Verbreitungsgebiete, ibidem, Nr. 3.
Zick K., 1935. Weiteres über Zucht und Fortpflanzung des Medizinischen Blutegels, Zool. Anz., Bd. 103.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXV 1956 ВЫП. 7

# О КОЛИЧЕСТВЕННОЙ СТОРОНЕ ПИТАНИЯ КОЛОВРАТОК[1]

Л. А. ЭРМАН

Московский технический институт рыбной промышленности и хозяйства им. А. И. Микояна

Коловратки (Rotatoria) являются одним из существенных компонентов пресноводного планктона и играют значительную роль в питании молоди многих видов рыб, особенно на самых ранних стадиях ее развития.

В связи с тем огромным значением, которое имеет в современном рыбоводстве проблема живых кормов, являющаяся во многих случаях основной при разработке методов интенсификации рыбоводства, необходимо конкретное изучение биологии основных групп кормовых для рыб беспозвоночных животных, в том числе коловраток, как возможных объектов искусственного разведения. С другой стороны, коловратки, в частности Philodina roseola, могут быть серьезными вредителями массовых культур протококковых водорослей, выращиваемых при разведении живого корма для рыб, где они развиваются иногда в огромном количестве. Наконец, коловратки представляют значительный интерес как представители обширной группы животных, фильтраторов и седиментаторов, играющих большую роль в трофодинамике пелагической и придонной области как морей, так и пресных водоемов.

Существенному значению коловраток совершенно не соответствует крайне слабая изученность их биологии, особенно питания. В литературе приводятся описания самого процесса поглощения пищи у коловраток (Резвой, 1926; A. Remane, 1932, O. Gressler, 1959), имеются исследования, посвященные качественному составу их пищи (Резвой, 1926; F. J. Myers, 1941; Кутикова, 1954), но совершенно отсутствуют какие-либо данные о количественной стороне питания, не выяснена связь его с внешними условиями. Лишь в работе Пеннингтона (W. Pennington, 1941) имеется указание на интенсивное выедание коловратками фитопланктона, но точно учесть количество потребляемых ими водорослей автору не удалось.

Ряд других организмов, фильтраторов и седиментаторов, уже изучался с этой точки зрения. Интенсивность питания и ее зависимость от условий среды определялись у двустворчатых моллюсков (Воскресенский, 1948; Миронов, 1948), у копепод (Беклемишев, 1954; D. T. Gauld, 1951), у кладоцер (J. H. Ryther, 1954), у инфузорий (Решетняк, 1952) и у других животных. Ряд исследователей указывают на сложность биологических закономерностей питания фильтраторов, в частности на наличие у них элективности пищи (Гаевская, 1949; Метальников, 1907).

Однако многие авторы, исходя из представления о питании фильтраторов как о чисто механическом процессе, пользовались в своей работе различными непищевыми частицами (глиной, тушью, кармином), что значительно снижает ценность полученных результатов.

## Материал и методика

Нами изучалась количественная сторона питания донной коловратки Philodina roseola Ehrbg. и планктонной формы Brachionus urceolaris O. F. Müller v. rubens (Flögel). Оба вида широко распространены в пресных водоемах. B. urceolaris v. rubens обычно считается специфическим сожителем Cladocera. Однако он часто встречается и в планктоне в свободноплавающем состоянии. Кроме того, мы в течение 3 месяцев культивировали эту форму в сосудах, где не было ни одного экземпляра Cladocera, причем она дала массовое развитие и постоянно держалась в толще воды. На этом

[1] Настоящая работа стоит в ряду трофологических исследований, проводимых кафедрой гидробиологии Мосрыбвтуза под руководством Н. С. Гаевской.

основании мы считаем B. urceolaris v. rubens представителем планктонных коловраток. В качестве корма мы использовали в своих опытах взвеси протококковых водорослей Scenedesmus acuminatus (Leg.) Chodat. и Chlorella terricola Hollerb., которыми коловратки несомненно могут питаться в естественных условиях и которые уже применяются при выращивании живого корма для рыб (Гаевская, 1940, 1952, 1953). Для опытов коловратки отбирались из лабораторных культур, в которых они развивались на том же самом корме.

Учет водорослевого корма, потребленного за длительное время большим количеством коловраток, находящихся в одном сосуде, не дал сколько-нибудь достоверных результатов. В этом случае развитие самой кормовой культуры водорослей сильно затушевывает их выедание коловратками; кроме того, количество последних быстро изменяется благодаря гибели отдельных особей и вылуплению молоди. Поэтому мы воспользовались кратковременным опытом с одним животным или небольшим их количеством.

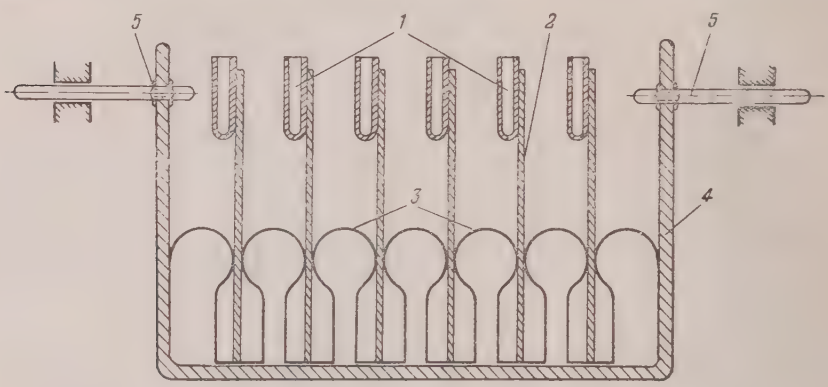



Рис. 1. Прибор для изучения питания коловраток и других мелких животных
*1* — пробирки, *2* — предметное стекло, *3* — упругие зажимы, *4* — металлическая рама штатива, *5* — ось, вокруг которой поворачивается штатив

Для изучения питания филодины мы применили стеклянные пробирки объемом 10—15 мм³. Каждая пробирка представляет собою запаянную с одного конца трубку с внутренним диаметром около 1 мм, длиной 9—10 мм. Пробирочки приклеены к предметным стеклам канадским бальзамом таким образом, что открытый конец их несколько выступает над краем стекла. Во время опыта стекла вставляются в вертикальном положении в специальный штатив (рис. 1). Обычно опыты проводились одновременно в нескольких пробирках.

Прежде всего в пробирочку тонкой пипеткой вносится коловратка. После того как она прикрепится ногой к стенке последней, пробирку несколько раз промывают водой, содержащей кормовую взвесь водорослей желаемой концентрации, после чего наполняют ею доверху и вставляют в штатив.

Концентрация водорослей в задаваемой кормовой взвеси определяется предварительно путем подсчета их в камере Нажотта. На основе этого можно определить количество водорослей, содержащееся в опытной пробирке известного объема.

Для того чтобы предотвратить оседание водорослей на дно пробирочек, последние через каждые 10 мин. переворачиваются на 180° вокруг своей горизонтальной оси вместе со штативом. Благодаря этому коловратка, сидящая на стенке пробирки, находится как бы в непрерывном потоке водорослей, оседающих то в ту, то в другую сторону. Эти условия соответствуют тем, которые имеют место в естественных водоемах и в культурах водорослей, где последние также медленно оседают.

Каждый опыт продолжается от 4 до 9 часов. После этого все содержимое пробирки переносится пипеткой в специальный смеситель — стеклянный сосудик объемом 200 мм³. Затем пробирка и пипетка несколько раз промываются чистой водой, которая также переливается в смеситель. Таким образом, в нем собираются все водоросли, оставшиеся несъеденными за время опыта. Они тщательно перемешиваются в 200 мм³ воды, разбавленной взвесью наполняется камера Нажотта, и водоросли подсчитываются в ней. Количество водорослей, потребленное коловраткой, вычисляется как разность между заданными и оставшимися и относится к единице времени.

Просмотр содержимого кишечников обеих исследуемых коловраток показал, что даже при обильном питании их жевательный аппарат (мастакс), как правило, разрушает ценобии сценедесмуса, а филодина обладает также способностью пережевывать клетки хлореллы. В желудках обычно встречается лишь зеленая зернистая масса. Благодаря этому обстоятельству при подсчете оставшихся несъеденными водорослей исключалась возможность смешивать их с уже прошедшими через кишечник клетками.

Для того чтобы охарактеризовать интенсивность питания коловраток в различных условиях, мы вычисляем условный объем воды (в мм³), облавливаемой одной особью

за 1 час. Иными словами, это объем жидкости, в котором взвешено то количество корма, которое одно животное потребляет за 1 час. Интенсивность питания численно равна частному от деления количества потребленных за 1 час единиц корма на их количество в 1 мм³ среды (концентрацию). Мы пользовались при этом средней арифметической между концентрацией корма в начале опыта и в конце его. Обычно в течение каждого опыта концентрация корма уменьшалась, вследствие выедания его коловратками, не более чем наполовину.

В отношении B. urceolaris было установлено, что даже кратковременное пребывание этой крупной планктонной коловратки в капле воды или в узкой пробирке ведет к резкому снижению интенсивности ее питания. Поэтому при работе с брахионусом нами применяется несколько иная методика. Опыты проводятся в пробирках объемом около 100 мм³; их диаметр — 3 мм, длина — 18 мм. Перед опытом пробирочка заполняется кормовой взвесью водорослей известной концентрации. Затем нужное количество животных отбирается пипеткой, промывается на часовом стекле в чистой воде и вместе с каплей ее вносится в пробирку. В каждую пробирочку одновременно помещается 10 особей брахионуса. Почти все опыты продолжались 2 часа. Оседание водорослей в пробирках предотвращается периодическим перемешиванием их тонкой стеклянной палочкой.

В опытах по изучению питания брахионуса при различной температуре кормовая взвесь не перемешивалась, так как практика показала, что при незначительной концентрации ее, которая применялась в этом случае, оседание взвеси происходит очень медленно и компенсируется перемещением коловраток внутри пробирки.

Учет потребленных водорослей и вычисление условного облавливаемого объема производится так же, как в опытах с филодиной.

## Зависимость интенсивности питания коловраток и количества потребляемого ими корма от его концентрации в среде

Изучалось питание Philodina roseola колониальной водорослью Scenedesmus acuminatus при концентрации ее ценобиев от 10 тыс. до 4,5 млн. в 1 мл среды (27 опытов), а также одноклеточной водорослью Chlorella terricola при концентрации от 16,5 тыс. до 22,6 млн. клеток в 1 мл (21 опыт). Опыты проводились при температуре 18—22°. Результаты их представлены на рис. 2 и 3 (кривые *1* и *2*). Из рис. 2 видно, что, несмотря на сильные индивидуальные колебания, количество потребленного коловратками водорослевого корма в общем прямо пропорционально концентрации его в среде.

На рис. 3 показана интенсивность питания филодины в этих опытах, характеризуемая условным объемом воды, облавливаемым каждой особью за 1 час. При кормлении взвесью сценедесмуса условный объем колебался в опытах с филодиной от 0,40 до 1,92 мм³, составляя в среднем 0,88 мм³; при питании взвесью хлореллы он колебался от 0,51 до 1,90 мм³, в среднем 0,97 мм³ — лишь немного больше, чем в опытах с сценедесмусом. Однако эти колебания находятся вне всякой связи с концентрацией корма. Таким образом, можно заключить, что интенсивность питания филодины не зависит от концентрации корма в воде, по крайней мере при той густоте водорослевой взвеси, которая была нами испытана. Этим, собственно, и объясняется прямолинейная зависимость между количеством потребленного корма и его концентрацией.

Даже в тех случаях, когда коловраткам предлагалась чрезвычайно густая взвесь водорослей (до 4,5 млн. ценобиев сценедесмуса и до 22,6 млн. клеток хлореллы в 1 мл), они облавливали примерно тот же объем воды, что и при самых незначительных из испытанных концентрациях корма. При этом одной особью потреблялось в 1 час до 3,5 тыс. ценобиев сценедесмуса и до 18 тыс. клеток хлореллы. Вес потребленного за 1 час корма в этих случаях соответственно в 8,4 и в 9 раз превосходил вес самого животного. Эти цифры кажутся на первый взгляд невероятными, но их реальность становится вполне ощутимой при непосредственном наблюдении за питанием филодины в густой взвеси водорослей. Под микроскопом хорошо видно, как непрерывный поток клеток устремляется в ротовое отверстие животного благодаря работе коловращательного аппарата, как водоросли перемалываются челюстями, проходят через короткий кишечник и снова выбрасываются. Такое огромное количество

пищи не может быть, конечно, усвоено организмом и является избыточным.

Следует указать, что в наших опытах ни разу не был отмечен массовый лизис водорослей, наблюдавшийся Н. С. Гаевской (1948) при избыточном питании кладоцер. Оставшиеся несъеденными клетки сохранили свой обычный внешний вид, не ослизнялись и не образовывали комков,

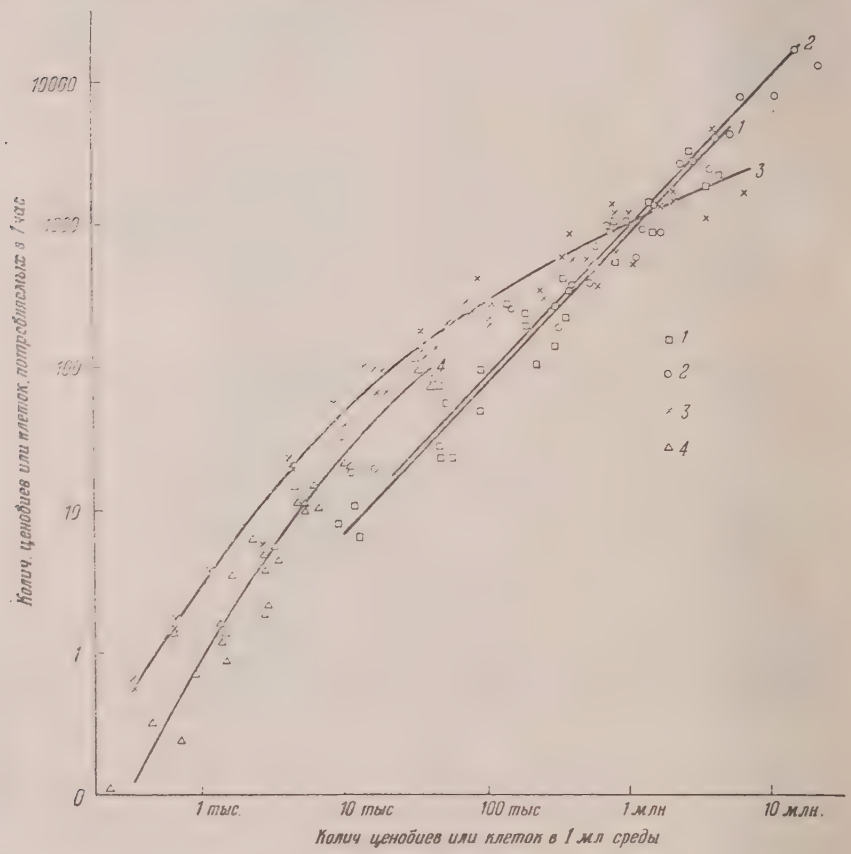



Рис. 2. Зависимость между концентрацией корма в среде и количеством корма, потребленного за 1 час одной коловраткой. Масштаб логарифмический

1 — питание филодины взвесью сценедесмуса, 2 — питание филодины взвесью хлореллы, 3 — питание брахионуса из процветающей культуры, 4—питание брахионуса из ослабленной культуры

что обычно наблюдается при разложении водорослевых культур. Возможно, это объясняется кратковременностью наших опытов.

Для изучения зависимости питания Brachionus urceolaris от концентрации пищи в среде были проведены две серии опытов, в которых брахионусам предлагалась взвесь сценедесмуса, содержащая от 230 до 6,6 млн. ценобиев в 1 мл. Все наблюдения проводились при температуре 20°.

В первой серии (55 опытов, октябрь 1954 г.) были использованы коловратки, взятые из процветающей лабораторной культуры, где животные интенсивно размножались партеногенетически и их количество непрерывно увеличивалось. Во второй серии (33 опыта в декабре того же года) мы брали коловраток из затухающей культуры, где большинство особей имело уже латентные яйца и численность животных не увеличивалась.

Результаты этих опытов представлены на рис. 2 и 3 (кривые *3* и *4*). Из рис. 2 видно, что с увеличением концентрации кормовой взвеси количество потребленных брахионусом водорослей также увеличивается. Однако изгиб кривой говорит о том, что прямой пропорциональности, имевшей место в опытах с филодиной, здесь уже не наблюдается.

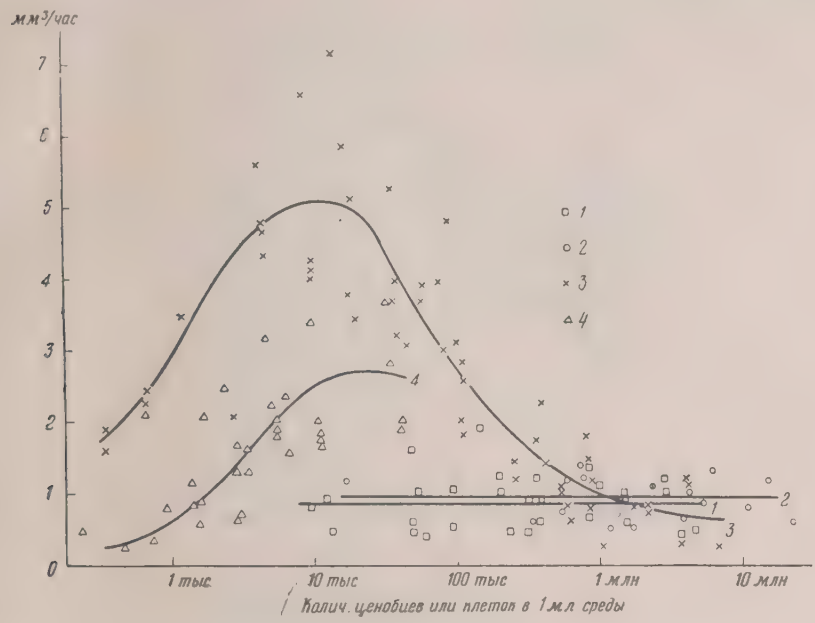



Рис. 3. Интенсивность питания коловраток при различной концентрации корма. Масштаб по оси абсцисс логарифмический

Обозначения те же, что на рис. 2

Из рис. 3, показывающего изменение интенсивности питания коловраток, характеризуемой условным облавливаемым объемом, при изменении густоты кормовой взвеси, видно, что при концентрации водорослей приблизительно от 4 до 100 тыс. ценобиев в 1 мл наблюдается наиболее интенсивное питание (в среднем 4,44 мм³, максимум — 7,15 мм³). При большей концентрации условный объем постепенно уменьшается, приближаясь к 1 мм³. При очень большой концентрации водорослей наблюдается общее угнетение животных. Движения коловраток замедляются, они часто прикрепляются к стенке сосуда и собираются на дне его.

Интересно сопоставить это явление с данными Л. А. Кутиковой (1954), наблюдавшей уменьшение количества коловраток в планктоне различных водоемов при массовом развитии в них водорослей.

Таким образом, при очень высокой концентрации кормовой взвеси брахионус снижает интенсивность питания, однако это снижение не ведет к ограничению количества потребляемой пищи какой-то определенной величиной — оно все же увеличивается с увеличением плотности водорослевой взвеси. Так, при концентрации корма около 4 млн. ценобиев в 1 мл одним брахионусом потребляюсь за 1 час около 5 тыс. ценобиев сценедесмуса, что составляет 70% его собственного веса. В то же время в очень редкой кормовой взвеси интенсивность питания также постепенно снижается, условный объем доходит до десятых долей кубического миллиметра. Повидимому, это объясняется истощением животных при голодании.

С этой точки зрения оптимальная для брахионуса концентрация взвеси сценедесмуса должна быть значительно больше, чем 4 тыс. ценобиев в 1 мл; при такой концентрации в наших опытах уже наблюдалась высокая интенсивность питания, но количество корма, потребленного коловраткой за 1 час, составляло лишь 0,3% ее собственного веса. Действи-

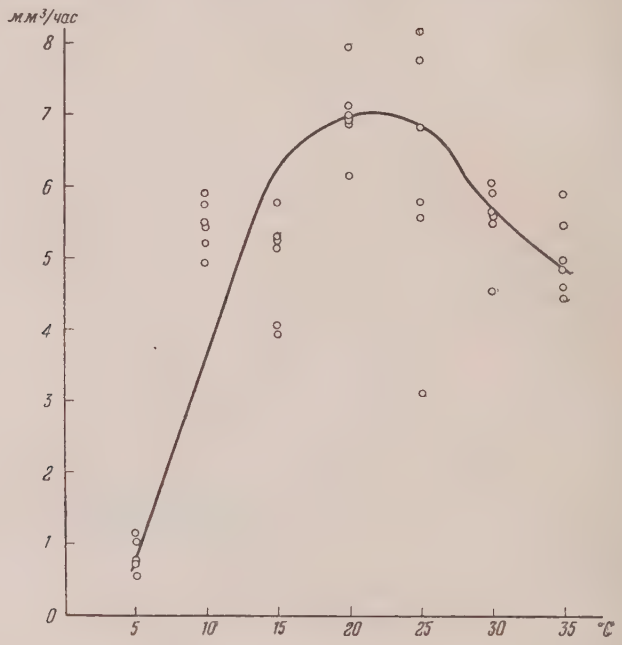



Рис. 4. Интенсивность питания брахионуса при различной температуре среды

тельно, в течение 2-часового опыта угнетающее влияние недостаточности корма могло и не сказаться при этой концентрации, но за более длительный период истощение животного и снижение его активности, повидимому, будет иметь место и при бо́льшей плотности корма. Мы полагаем, что оптимум лежит ближе к той максимальной концентрации корма, при которой еще не наблюдается снижения интенсивности питания, т. е. немного менее 100 тыс. ценобиев в 1 мл. При этой плотности корма коловратки потребляли около 300 ценобиев сценедесмуса в 1 час, т. е. около 5% собственного веса.

В опытах второй серии, в которых были взяты коловратки из ослабленной, затухающей культуры, интенсивность питания и количество потребляемого корма были в общем значительно ниже, чем в опытах первой серии, хотя отмеченные выше закономерности наблюдались и здесь (рис. 2 и 3, кривая *4*). В этом случае проявилась вполне естественная зависимость интенсивности питания коловраток от их физиологического состояния, от того этапа, на котором находится развитие популяции.

## Зависимость интенсивности питания брахионуса от температуры среды

Изучалось питание брахионуса при температуре воды от 5 до 30°, через каждые 5°. Каждая серия состояла из шести опытов, проводившихся при одной и той же температуре. В качестве корма применялась взвесь сценедесмуса с концентрацией 40 тыс. ценобиев в 1 мл. Перед опытом культура коловраток постепенно доводилась до нужной температуры и выдерживалась при ней в течение 2 час. Затем животных быстро переносили

в пробирки, которые помещались в водяной термостат с определенной температурой. Продолжительность этих опытов — 1,5—2 часа. Учет съеденного корма проводился вышеописанным способом.

Полученная интенсивность питания брахионуса при разной температуре представлена на рис. 4. Из графика видно, что наиболее интенсивно коловратки питаются при температуре 20—25°, которая, повидимому, является для них оптимальной. При повышении температуры до 35° и при снижении ее до 10° интенсивность питания снижается в общем незначительно, но она резко падает при 5°.

## Выводы

1. Интенсивность питания Philodina roseola остается постоянной при различных концентрациях кормовой взвеси водорослей, нами испытанных, вследствие чего количество потребленной пищи прямо пропорционально концентрации ее в среде. В густой кормовой взвеси это ведет к избыточному потреблению пищи.

2. У Brachionus urceolaris наибольшая интенсивность питания наблюдается при концентрации взвеси Scenedesmus acuminatus приблизительно от 4 до 100 тыс. ценобиев в 1 мл, она значительно снижается как при уменьшении, так и при увеличении концентрации водорослевого корма. Однако в последнем случае количество потребленного корма все же растет с увеличением концентрации его и наблюдается избыточное потребление пищи.

3. Наиболее интенсивно брахионус питается при температуре 20—25°. При 5° имеет место резкое снижение интенсивности питания.

### Литература


Беклемишев К. В., 1954. Питание некоторых массовых планктонных копепод в дальневосточных морях, Зоол. журн., т. XXXIII, вып. 6.

Воскресенский К. А., 1948. Пояс фильтраторов как биологическая система моря, Тр. Гос. океанол. ин-та, вып. 6(18).

Гаевская Н. С., 1940. О методах выращивания живого корма для рыб, Тр. Моск. ин-та рыбн. пром. и хоз-ва, т. 3.— 1948. Трофологическое направление в гидробиологии, его объект, некоторые основные проблемы и задачи, Сб. памяти акад. С. А. Зернова. Изд-во АН СССР. — 1949. О пищевой элективности у животных-фильтраторов, Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва, т. 1.— 1952. Опыт применения газосветных ламп для культивирования протококковых водорослей, Бюлл. МОИП, отд. биол., вып. 4. — 1953. Выращивание массовых культур протококковых водорослей для рыбного хозяйства, Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва, т. 5.

Кутикова Л. А., 1954. Материалы по систематике и биологии коловраток фауны СССР (автореф. канд. дисс.).

Метальников С., 1907. О питании инфузорий и их способности выбирать пищу, Тр. СПб. об-ва естествоиспыт., т. 38, вып. 1, № 4.

Миронов Г. Н., 1948. Фильтрационная работа и питание мидий Черного моря, Тр. Севастопольск. биол. станции, т. 6.

Резвой П., 1926. Наблюдения над восприятием пищи у коловраток, Тр. Ленинград об-ва естествоиспыт., т. 56, вып. 1.

Решетняк В. В., 1952. Влияние температуры на фагоцитоз у Paramaecium, Уч. зап ЛГУ, серия биол., вып. 28.

Gould D. T., 1951. The grazing rate of planktonic copepods, J. Marine Biol. Ass. U. K., vol. 29, No. 3.

Gossler O., 1950. Funktionsanalysen am Räderorgan von Rotatorien durch optische Verlangsamung, Österreich. zool. Zschr., Bd. 2, Hft. 5—6.

Myers F. J., 1941. Lecane curvucornis var. miamiensis, new variety of rotatoria, with odservations on the feeding habits of rotifers, Not. nat., No. 75.

Pennington W., 1941. The control of the numbers of freshwater phytoplankton by small invertebrate animals, J. of Ecol., vol. 29, No. 2.

Remane A., 1932. Netzfilter und Strudelfilterapparate bei Rädertiere, Zool. Anz., Bd. 100, Nr. 11/12.

Ryther J. H., 1954. Inhibitory effects of phytoplankton upon the feeding of Daphnia magna with reference to growth, reproduction and survival, Ecology, v. 35, No 4.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXXV 1956 ВЫП. 7

# НАПРАВЛЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ИЛИ ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР? [1]

К. Г. КОНСТАНТИНОВ

Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии

По мере прогресса биологической науки становится все более очевидным, что все видовые особенности строения, поведения и жизнедеятельности организмов имеют определенное приспособительное значение. Этот взгляд, разделяемый сейчас очень многими биологами, служит плодотворной теоретической основой дальнейших исследований. В ряде работ (Васнецов, 1946; Познанин, 1948; Аршавский, 1949; Крыжановский, 1949; Дислер, 1950, 1950а; Крыжановский, Дислер, Смирнова, 1953; Карташев, 1955) показано, что особенности организации у яйца эмбриона и молодого животного столь же адаптивны, как и у взрослых форм. Как приспособительная черта рассматривается динамика численности вида (Северцов, 1941), что позволяет правильно оценивать и предвидеть колебания запасов промысловых рыб (Монастырский, 1949, 1952; Никольский, 1950; Дементьева, 1952). Убеждение в адаптивности всех видовых свойств помогло понять происхождение миграций проходных рыб (Васнецов, 1944), уяснить закономерности роста рыб (Васнецов, 1947, 1953).

Ч. Дарвин, как и все биологи прошлого столетия, допускал существование отдельных особенностей организации (в частности, у эмбрионов и личинок), лишенных какого бы то ни было приспособительного значения. Ошибочность такого взгляда была доказана рядом позднейших исследований. Легко видеть, что устранение допущенной Дарвином ошибки укрепило основные позиции дарвинизма. В самом деле, что такое дарвинизм, если не учение о возникновении и развитии приспособлений? Дарвин, усматривая в организме, наряду с полезными, также и бесполезные особенности, тем самым вводил в свою теорию некий инородный элемент. Явно противоречат друг другу следующие высказывания Дарвина: «Естественный отбор... может изменить яйцо, семя или не вполне развитой организм точно так же, как и организм взрослый» (Дарвин, 1952, стр. 174) и «Все особенности организации, по которым зародыши весьма различных животных одного и того же класса сходны между собой, часто не имеют прямого отношения к условиям существования» (Дарвин, 1952, стр. 415). Современный дарвинизм, освобождаясь от частных ошибок Дарвина, становится все более цельной, стройной и последовательной биологической теорией.

Но нельзя согласиться с защищаемым Г. В. Никольским представлением о приспособительном характере самой изменчивости. Согласно взглядам Г. В. Никольского (1955), влияние окружающей среды вызывает в потомстве любого организма преимущественно полезные новообразования — другими словами, изменчивость имеет определенную направленность, причем как раз в самую выгодную и удобную для вида сторону. Такая точка зрения плохо вяжется с общеизвестными фактами.

[1] Печатается в дискуссионном порядке.

Приведу несколько примеров, едва ли объяснимых при допущении направленной изменчивости.

1. Прочность, структура и расцветка скорлупы птичьего яйца имеют огромное приспособительное значение. Каким образом воздействия окружающей среды могут породить направленную изменчивость этих качеств? Нельзя допустить, чтобы скорлупа (тело неживое) отвечала целесообразными изменениями на механические воздействия или на цвет, преобладающий в окружении гнезда. Но если бы даже скорлупа и обладала способностью «направленно», т. е. приспособительно, изменяться, то появившиеся новообразования не передались бы потомству, поскольку скорлупа не участвует в формировании тела птицы, а отбрасывается прочь.

Может быть, однако, условия развития яйца способны так повлиять на эмбриона, что появившаяся из него птица в дальнейшем отложит яйца с целесообразно измененной скорлупою? Трудно представить себе, каким именно образом столь неспецифическое воздействие, как, например, сотрясение яйца, способно уплотнить скорлупу в дочернем поколении. Непонятно также, как эмбрион может реагировать на окраску окружающей среды, от которой он изолирован скорлупою.

Защитникам «направленной» изменчивости остается предположить, что особенности окружения гнезда влияют на самоё гнездующую птицу, заставляя ее целесообразно регулировать качество откладываемых яиц. Подобное предположение совершенно неприемлемо по отношению, например, к кукушке, которая видит гнездо лишь в самый момент откладки яйца (Мальчевский, 1954), а в некоторых случаях сначала сносит яйцо, а затем отыскивает чужое гнездо для того, чтобы яйцо подбросить (Промптов, 1941).

Следовательно, остается совершенно непонятным, какие материальные взаимоотношения с окружающей средой и на каком этапе развития птицы способны вызвать направленную изменчивость скорлупы птичьего яйца.

2. В процессе эволюции пчела отвечает на изменения среды адаптивными перестройками строения, поведения и жизнедеятельности. Можно ли допустить, что здесь играет какую-либо роль направленная изменчивость? Ведь рабочая пчела не в состоянии передать потомству не только «направленных», но вообще никаких изменений, так как не размножается вовсе. А пчелиная матка практически изолирована от воздействия окружающей среды. Ни появление новых пчелоядных птиц или медоносных растений, ни колебания климата не могут повлиять на качество яиц, откладываемых пчелиной маткой, поскольку последняя находится в весьма постоянных температурных и пищевых условиях. Как же осуществляется направленная изменчивость пчел?

3. Едва ли можно оспаривать, что шипы и колючки возникли в процессе эволюции растений как защита от поедания животными. Но каким образом появление растительноядных форм в ареале данного растения могло вызвать направленную изменчивость? Взаимодействие растительноядного животного и поедаемого им растения осуществляется именно в момент поедания. Съеденные растения, если бы и могли направленно изменяться, уже не повлияют на свойства своего вида. Растения же, оставшиеся нетронутыми, вовсе не испытали какого-либо воздействия, способного пробудить направленную изменчивость.

4. Многие морские животные, обитающие на умеренных глубинах, окрашены в красные тона. Таковы морские звезды и офиуры, крабы, креветки, актинии, морской окунь (Sebastes) и др. Приспособительное значение красноватой расцветки вполне понятно: на глубинах отсутствуют красные лучи, а потому любой предмет красного цвета мало заметен. Как неоднократно приходилось наблюдать автору этих строк, морские звезды и крабы на дне Баренцова моря кажутся почти бесцветными, мут-

но и неопределенно окрашенными. Возникает вопрос: какое именно воздействие внешней среды могло вызвать у самых разнотипных морских животных одинаковую изменчивость, направленную в сторону покраснения покровов? Красных лучей на глубинах нет; в качестве фактора, стимулирующего появление красной расцветки, приходится принять отсутствие красного цвета, которое должно было пробудить одинаковую реакцию у животных, относящихся к самым различным типам, с весьма неодинаковым обменом веществ. Такое допущение малоправдоподобно.

5. Концепция направленной изменчивости бессильна объяснить появление мимикрирующих форм. Например, в лесах Южной Америки водится полужесткокрылое насекомое, внешне чрезвычайно напоминающее голову аллигатора (Карпентер и Форд, 1935; Котт, 1950). Приспособительное значение подобного облика вполне понятно. Питающиеся насекомыми обезьяны при виде даже уменьшенной копии своего страшного врага — аллигатора испытывают торможение пищевого рефлекса. Но какой фактор внешней среды мог заставить насекомое изменяться преимущественно в сторону сходства с головой аллигатора? Ведь самого аллигатора насекомое никогда не видит. Да и созерцание аллигатора не могло бы повлиять на жизненные процессы в теле насекомого. Фактором, направляющим изменчивость насекомого, не может, конечно, быть и поедание обезьянами — ведь съеденные насекомые изымаются из эволюционного процесса, а несъеденные не получают никаких специфических раздражений, способных вызвать направленную изменчивость.

Известно немало других примеров, когда модель и подражатель пространственно разобщены и не контактируют между собою. Во всех этих случаях вопрос о материальных причинах направленной изменчивости животного-подражателя остается неразрешимым.

6. Приспособленность к условиям обитания в равной степени свойственна насекомым и на личиночных и на имагинальных стадиях развития. Между тем длительность этих стадий подчас весьма различна. Например, личинки некоторых поденок живут 3 года, а жизнь взрослых поденок измеряется часами. Как может весьма кратковременное воздействие воздушной среды (влияние через пищу исключено) вызвать столь же эффективную направленную изменчивость, как и чрезвычайно длительное воздействие среды водной?

7. Защитники направленной изменчивости не в состоянии объяснить эволюцию инстинктов. Под влиянием какого материального фактора предки современных горчаков (Rhodeina) стали откладывать икру в раковины двустворчатых моллюсков? Ведь рыба не обладает способностью угадывать целесообразное применение предметов, ранее не используемых, и соответственно видоизменять потомство.

8. Многие ленточные черви паразитируют в кишечнике теплокровных животных и откладывают яйца, попадающие во внешнюю среду. Даже при кратковременном действии холода яйцо утрачивает свою инвазионность (Михайлов, 1955). Поэтому стойкие изменения климата в сторону похолодания могут неблагоприятно отразиться на размножении ленточных червей; их эволюция должна будет пойти по пути увеличения плодовитости или уплотнения оболочки яйца. Какой материальный факт в этом случае вызовет направленную изменчивость ленточных червей? Ведь похолодание внешней среды не будет ощущаться эндопаразитами гомойотермных животных. К тому же не доказано, что влиянием температуры на ленточных червей можно вызвать уплотнение оболочки откладываемых ими яиц. Сторонники направленной изменчивости должны, следовательно, допустить, что действие холода непосредственно на самые яйца приведет к целесообразным их изменениям, например к уплотнению оболочки. Но подобное допущение совершенно несостоятельно. Ведь главное назначение оболочки в том и заключается, чтобы изолировать яйцо от неблагоприятных внешних воздействий. Яйца с недостаточно развитой обо-

лочкой попросту погибнут или потеряют свою инвазионность. На этом примере (как и на всех предыдущих) легко убедиться, что творческим фактором эволюции всегда выступает естественный отбор, а не направленная изменчивость.

Концепция, приписывающая направленной изменчивости главную роль в эволюционном процессе, разоружает практиков. В самом деле, зачем селекционеру заботиться о подборе производителей, о выбраковке неполноценных экземпляров, если пресловутая «направленная изменчивость» автоматически перестраивает организацию животных в самую желательную сторону?

В последнее время Г. В. Никольский (1953, 1953а, 1955) пытается — совершенно неубедительно — ревизовать дарвинизм. Замечательно, что Г. В. Никольский полностью игнорирует столетний период бурного и плодотворного развития дарвинизма, а в своих статьях обращается исключительно к самому Дарвину, точнее — лишь к одной его книге. Поэтому многие обвинения, высказанные Г. В. Никольским в адрес дарвинизма, основаны на недоразумении. Так, Г. В. Никольский приписывает дарвинизму принцип постепенности и непрерывности эволюции. Между тем уже сам Дарвин допускал известную прерывистость процесса видообразования: «Естественный отбор... может действовать только тогда, когда в органическом строе страны открываются свободные места, которые могут успешнее быть заняты видоизмененными формами ее обитателей..., перемежающееся действие отбора хорошо согласуется с тем, чему учит нас геология относительно продолжительности и образа изменения бывших населений земли» (Дарвин, 1952, стр. 157). Конечно, Дарвин, из-за недостаточности фактических данных, не мог исчерпывающе решить вопрос о темпах эволюции. Но современные дарвинисты убедительно показали неравномерность, скачкообразность эволюционного процесса (Симпсон, 1948).

Г. В. Никольский упрекает Дарвина в допущении существования изменчивости, независимой от условий внешней среды. Между тем Дарвин вовсе не придерживался подобной точки зрения, а, напротив, на колоссальном материале доказал, что «изменчивость живых существ... есть результат условий, в которых находились родители. Любых, даже крайне слабых изменений в условиях существования часто бывает достаточно, чтобы вызвать изменчивость», и «причины, вызывающие изменчивость, влияют и на взрослый организм, и на зародыш, и, вероятно, на половые элементы, еще до момента оплодотворения» (Дарвин, 1951, стр. 655). Поистине эти строки кажутся написанными сегодня. Но если даже Дарвин и был не всегда последователен в вопросе о причинах изменчивости, то современными биологами-дарвинистами глубоко изучена роль внешней среды в процессе изменчивости организмов. Выяснено, в частности, что большинство индивидуальных новообразований (мутаций) оказываются не полезными, а вредными для особи; приспособленность организмов вырабатывается только естественным отбором, против созидательной роли которого так протестует Г. В. Никольский.

Следует предостеречь еще от одной ошибки, в которую, как это ни странно, впадает Г. В. Никольский, пытаясь указать примеры направленной изменчивости. Одним из таких примеров, по Г. В. Никольскому (1953), является закономерное варьирование числа позвонков у рыб в зависимости от температуры развития. Между тем здесь нет никакого новообразования, никакого изменения наследственности. Ведь у дочернего поколения под влиянием температуры число позвонков снова будет варьировать в прежнем диапазоне. Короче говоря, речь идет об изменчивости определенной и ненаследственной, которая не служит материалом для эволюции. Дарвин с предельной ясностью подчеркнул различие между определенной и неопределенной изменчивостью, и смешивать эти понятия недопустимо.

Г. В. Никольский старается доказать, что Дарвин внес в свое учение религиозный элемент. Подобное утверждение совершенно беспочвенно. Как ученый Дарвин был последовательным атеистом. Полемизируя с противниками теории естественного отбора, Дарвин писал: «Они полагают, что многочисленные особенности организации созданы исключительно ради их красоты, для услаждения человека или самого творца (это последнее предположение выходит из пределов научного обсуждения)» (Дарвин, 1952, стр. 222), и далее: «Следуя обычному взгляду на независимое творение каждого существа, мы можем только признать факты и сказать, что творцу угодно было построить всех животных и растения каждого большого класса по общему плану, но это не научное объяснение» (Дарвин, 1952, стр. 410—411).

Общеизвестно огромное антирелигиозное значение трудов Дарвина «Происхождение видов» и «Происхождение человека». Излишне напоминать о той неустанной и не всегда равной борьбе, которую Дарвин и его ученики выдержали против церковников. Г. В. Никольский (1955) в своей не особенно пространной статье счел нужным дважды сослаться на последнюю фразу труда Дарвина, где упомянут творец. Едва ли этому упоминанию, появившемуся лишь в последних изданиях книги, следует придавать большое значение. Мы знаем, что Ламарк, высказавшись за происхождение человека от обезьяноподобных предков, дипломатично закончил изложение следующим образом: «Вот к каким выводам можно было бы придти, если бы человек, рассматриваемый нами в качестве первенствующей породы, отличался от животных только признаками своей организации и если бы его происхождение не было другим» (Ламарк, 1935, стр. 279). Подобные оговорки, вынужденно сделанные и Ламарком и Дарвином, не могут обмануть достаточно проницательного читателя.

Как всякое передовое учение, дарвинизм подвергался и подвергается всевозможным нападкам, попыткам полной или частичной ревизии. Авторы таких попыток не могут, однако, противопоставить дарвинизму сколько-нибудь законченной и обоснованной теории эволюции. Правда, Г. В. Никольский в своих статьях намекает на существование некоей эволюционной теории, качественно отличной от дарвинизма и к тому же покоящейся на диалектико-материалистических устоях, которых дарвинизм якобы лишен. Остается пожалеть, что Г. В. Никольский ограничивается критикой Дарвина, не изложив (хотя бы предельно кратко) новой теории эволюции. Ознакомление с нею могло бы оказаться полезным для современных биологов.

### Литература


Аршавский И. А., 1949. Биогенетический закон в свете данных физиологии онтогенеза, Зоол. журн., т. XXVIII, вып. 2.

Васнецов В. В., 1944. Происхождение нерестовых миграций проходных рыб, Зоол. журн., т. XXIII, вып. 5,— 1946. Дивергенция и адаптация в онтогенезе, там же, т. XXV, вып. 3.— 1947. Рост рыб как адаптация, Бюлл. МОИП, т. LII, вып. 1.— 1953. О закономерностях роста рыб, Очерки по общим вопросам ихтиологии, Изд-во АН СССР.

Дарвин Ч., 1951. Изменения домашних животных и культурных растений, Сочинения, т. 4, Изд-во АН СССР.— 1952. Происхождение видов, Сельхозгиз.

Дементьева Т. Ф., 1952. Методика составления прогнозов уловов леща Северного Каспия, Тр. ВНИРО, т. XXI.

Дислер Н. Н., 1950. Проблемы индивидуального развития животных в свете критики положений механики развития, Усп. совр. биол., т XXX, вып. 1(4). — 1950а. Развитие органов чувств латеральной системы окуня и ерша, Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, вып. 2.

Карпентер Г. и Форд Э., 1935. Мимикрия, Биомедгиз (пер. с английск.).

Карташев Н. Н., 1955. О приспособительном значении возрастных изменений пропорций конечностей у чистиковых птиц, Зоол. журн., т. XXXIV, вып. 4.

Котт Х., 1950. Приспособительная окраска животных, М. (пер. с. английск.).

Крыжановский С. Г., 1949. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб (Cyprinoidei и Siluroidei), Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, вып. 1.

Крыжановский С. Г., Дислер Н. Н., Смирнова Е. Н., 1953. Эколого-морфологические закономерности развития окуневидных рыб (Percoidei), Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, вып. 10.
Ламарк, 1935. Философия зоологии, т. 1, Биомедгиз.
Мальчевский А. С., 1954. О взаимоотношениях кукушки (Cuculus canorus) и горихвостки (Phoenicurus phoenicurus) в период их размножения, Вестн. Ленингр. гос. ун-та, № 7.
Михайлов В., 1955. О некоторых вопросах взаимоотношений между первыми промежуточными хозяевами и личинками цестод, Зоол. журн., т. XXXIV, вып. 5.
Монастырский Г. Н., 1949. О типах нерестовых популяций рыб, Зоол. журн., т. XXVIII, вып. 6. — 1952. Динамика численности промысловых рыб, Тр. ВНИРО, т. XXI.
Никольский Г. В., 1950. О биологическом обосновании контингента вылова и путях управления численностью стада рыб, Зоол. журн., т. XXIX, вып. 1. — 1953. О некоторых вопросах проблемы вида, там же, т. XXXII, вып. 5. — 1953а. О некоторых общих вопросах биологии, Бюлл. МОИП, т. LVIII, вып. 2. — 1955. Об изменчивости организмов, Зоол. журн., т. XXXIV, вып. 4.
Познанин Л. П., 1948. Адаптивные особенности постэмбрионального роста некоторых птиц, Изв. АН СССР, № 3.
Промптов А. Н., 1941. Современное состояние изучения гнездового паразитизма птиц, Усп. совр. биол., т. XIV, вып. 1.
Северцов С. А., 1941. Динамика населения и приспособительная эволюция животных, М.—Л., Изд-во АН СССР.
Симпсон Д. Г., 1948. Темпы и формы эволюции, М. (пер. с английск.).

---

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXXV 1956 ВЫП. 7

# АГРЕССИВНОСТЬ КЛЕЩА IXODES PERSULCATUS И МЕТОДИКА ЕЕ ИЗУЧЕНИЯ

А. В. МИШИН

Ижевский медицинский институт

Любая форма активности животных сопровождается повышением интенсивности обменных процессов. Внешне это может выражаться в возбуждении, убегании или, наоборот, в нападении на свою жертву. Реакция поведения, выражающаяся в нападении на жертву, как частная форма активности и называется агрессивностью. Агрессивность — векторное понятие. В паразитологической литературе ее обычно называют активностью, хотя следует иметь в виду, что это не синонимы.

С тех пор, как стало известно, что некоторые иксодовые клещи, в том числе и основной переносчик клещевого энцефалита—Ixodes persulcatus, в голодном состоянии периодически поднимаются по стеблям травяного покрова на небольшую высоту (чаще до 25 см), периодом активности клещей многие паразитологи-клещевики стали называть именно то время, когда клещи занимают указанные исходные позиции для нападения на случайно пробегающее теплокровное животное.

Однако вполне понятно, что длительное ожидание клещом случая напасть на животное не является физиологической активностью. К тому же нападение клеща на жертву не всегда происходит с указанной исходной позиции. Довольно часто клещи нападают непосредственно с лесной подстилки, особенно в ранние весенние дни, когда травяной покров не развит, в молодых сильно разросшихся липняковых порослях, путем наползания на домашних и диких животных во время их отдыха и т. д.

Таким образом, под агрессивностью следует понимать именно ту реакцию клеща, когда он, руководствуясь дистантными рецепторами, перемещается в направлении своей жертвы.

Агрессивность определяется тем количеством клещей, которые нападают непосредственно на человека или отлавливаются на волок в единицу времени или на единицу пути.

Многолетние работы в природных клещевых очагах убедили нас в том, что попадание клещей на волок является в самом прямом и непосредственном смысле результатом их агрессивности и не имеет никакого сходства с пассивным их вылавливанием на манер того, как вылавливаются драгой животные, обитающие на дне водоема. Количество отлавливаемых на волок клещей определяется поэтому не только плотностью клещевой популяции, но и степенью их агрессивности. Последняя ограничивается периодом активности, под котором мы понимаем время всего клещевого сезона (а не время нахождения клещей на стеблях травы), с начала весны до момента, когда отловы становятся безрезультатными.

Безрезультатность отлова клещей осенью зависит не от снижения их численности: осенью голодных клещей в имагинальной фазе всегда больше, чем их будет весной следующего года, но они не активны. Отсюда, кстати, мы и считаем целесообразным отказаться от широко распространенного термина «сезонная численность клещей», ибо результат отловов

отражает агрессивность клещей, а не их численность. Как мы увидим ниже, на характере кривой динамики клещей отражается в той или иной мере также и меняющаяся численность их, но ведущее значение имеет активность клещей и ее частное проявление — реакция агрессивности.

Имея это в виду, автор на протяжении трех последних лет — 1952, 1953 и 1954 гг. — проводил изучение ритмов агрессивности клещей I. persulcatus на всех фазах их развития в природном очаге Удмуртской АССР. В настоящей статье мы излагаем применявшуюся нами методику многократных учетов агрессивности клещей на постоянных маршрутах и результаты своих работ применительно к половозрелой фазе клеща.

Сезонный ритм агрессивности половозрелой фазы клещей более или менее полно находит свое отражение в так называемых кривых сезонной динамики численности клещей, которые вычерчиваются на основании материалов по отлову клещей на флажок, на пропашник или на волок. Анализ материалов, на основании которых вычерчивались названные кривые, дает возможность убедиться в очень важных методических погрешностях получения этого материала.

Причин погрешностей обычно бывает несколько. Так, если периодический отлов клещей производится не всегда строго на одной и той же территории, если обследователь при последующих отловах захватывает новые участки, а иногда даже и совершенно новый тип растительности, то результат получается искаженный. Он отражает не только различия в агрессивности клещей, но также и различия в заклещеванности отдельных участков.

Если обследователь производит периодические отловы всегда строго на одном и том же участке, но не всегда в одно и то же время суток, то результат получается тоже неверный — на нем сказывается — иногда весьма сильно выраженный — суточный ритм агрессивности.

Если отловы клещей производятся на одном и том же участке и каждый раз в одни и те же часы суток, но напавшие клещи не оставляются на том месте, где они находились до нападения, а удаляются с участка, т. е. если попутно делаются сборы клещей, то результат опять-таки является неверным. При этом нельзя объяснить, например, чем вызвано изменение количества отловленных клещей при последующем отлове по сравнению с предыдущим — снижением агрессивности клещей или их исчезновением в результате повторных сборов.

Наконец, необходимо иметь также в виду, что если все три указанные погрешности устранены, то для окончательного построения кривой сезонного ритма агрессивности необходимо брать только результаты тех отловов, которые получены при более или менее сходных условиях погоды — температуры, влажности воздуха и силы света.

Работа проводилась в квартале 32 Постольского лесничества, Ижевского лесхоза, Удмуртской АССР. Насаждение лиственное, с небольшой примесью хвойных пород III класса возраста, образовавшееся (в результате возобновления леса со сменой пород) на месте сплошной кулисной рубки в типе Piceetum acerosum, произведенной 30 лет тому назад. При рубке были оставлены семенники хвойных деревьев, которые в настоящее время являются буреломными и ветровальными гниющими колодами.

В этом насаждении для периодических отловов клещей был прорублен специальный маршрут длиной 540 м. Маршрут проходил по трем выделам леса, соответственно которым он подразделен на три части.

Первая часть маршрута, протяженностью 120 м, начинается от лесной дороги и идет с юга на север, поднимаясь под углом 35—40° к линии водораздела. Этот участок, имеющий экспозицию на юг, довольно сильно освещен, особенно в полуденные часы и проходит по одноярусному насаждению, состав которого характеризуется формулой Ос—7, Е—1, Л—1, П — 1. Полнота древесного яруса — 0,8. Кустарниковый ярус состоит из рябины, жимолости, бересклета.

Вторая часть маршрута, длиной 260 м, имеет направление с востока на запад, слегка отклоняясь к югу и спускаясь при этом с водораздела. Этот участок представляет собой лесную тропу, сильно затененную буйно разросшейся липняковой порослью. В древесном пологе здесь резко выражены два яруса. Первый ярус состоит в основном из липы (Л—7, Е—1, П—1, Б—1). Во втором ярусе основной породой является липа, довольно много клена. Сюда же входит рябина, а также единичные экземпляры черемухи. Формула этого яруса: Л — 6, Кл — 2, Р — 1, Е — 1. Кустарниковый ярус представлен густо разросшейся жимолостью и бересклетом — показателями плодородных, мало выщелоченных почв.

И, наконец, третья часть маршрута, протяжением 160 м, идет с севера на юг по выделу, где основной породой является осина, а на ель и пихту, вместе взятые, приходится единица. Во втором ярусе участвуют липа и клен в различных количественных соотношениях.

По длине всего маршрута, через каждые 10 м были выставлены опознавательные знаки с указанием длины в метрах от начала маршрута.

Периодические отловы проводились следующим образом. Два участника группы проходили с волоками вдоль маршрута в направлении против часовой стрелки. Один волок протаскивался справа, а другой — слева по обочинам тропы. Во время прохода по маршруту в конце каждого четного десятка метров (на 20, 40, 60-м и т. д.) производились осмотры волоков. Напавшие — как на волок, так и на наблюдателя — клещи осторожно снимались и отпускались на свободу примерно в том месте, откуда они напали, а результаты осмотра регистрировались в журнале. На передвижение по всему маршруту затрачивался в среднем 1 час, с колебаниями от 45 мин. до 1,5 часа, в зависимости от количества нападавших клещей.

Третий участник группы постоянно находился на «станции», у 120-го метра. Он засекал время начала и конца каждого рейса, а также производил замеры микроклимата. Температура измерялась на высоте 2 и 50 см от подстилки, относительная влажность — на этих же уровнях — психрометром Августа; сила света (в люксах) измерялась полевым люксметром как в окнах на прогалинах, так и в тени под пологом. Кроме того, на высоте 1 см от подстилки определялся и коэффициент теплоотдачи.

Таким образом, принятая нами методика работ была свободна от ошибок, на которые указывалось выше: 1) отловы производились строго на одном и том же участке; 2) для построения кривых сезонного ритма агрессивности клещей использовались только результаты тех отловов, которые производились в одни и те же часы суток — от 17 до 19 час.; 3) периодические отловы не изменяли численности клещевой популяции, так как нападавшие клещи оставлялись в биотопе; 4) для построения кривых использовались материалы только тех отловов, которые производились при более или менее одинаковых погодных условиях; 5) в целях устранения случайных колебаний агрессивности, вызванных неучтенными факторами, полученные данные статистически обрабатывались по методу скользящей шкалы.

Кривые сезонного ритма агрессивности I. persulcatus, вычерченные на основании полученых нами материалов, изображены на рис. 1. Как видно, каждая из этих кривых имеет свои особенности. Прежде всего обращает на себя внимание различие в количестве нападавших клещей: в 1952 г. оно было в два раза больше, чем в 1953 и 1954 гг. Так, если максимальное количество нападавших клещей за один рейс в 1952 г. равнялось 151 экз. и максимум этот приходился на 31 мая, то соответственно в 1953 г. он выражался количеством 75 экз. и приходился на 19 мая, а в 1954 г. — 89 экз., на 12 мая.

Кривые сезонного ритма в 1953 и 1954 гг. довольно сходны, однако подъем кривой агрессивности клещей в 1954 г. начался раньше на пятидневку, а падение ее было более плавным, так что в июне 1954 г. клещей нападало в два раза больше, нежели в это время в 1953 г.

Характер сезонного ритма агрессивности клещей за 1953 г. дал нам основание для того, чтобы срок выезда детских учреждений на летний отдых установить 10 июня, когда при проходе по маршруту с двумя волоками удалось обнаружить всего лишь пять клещей.

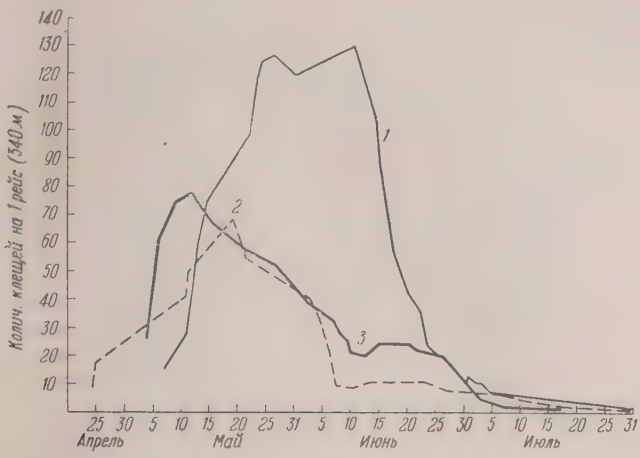



Рис. 1. Сезонный ритм агрессивности I. persulcatus

*1* — 1952 г., *2* — 1953 г., *3* — 1954 г.,

С 10 июня до августа кривая представлена длинным шлейфом, который нигде не поднимается выше 12 клещей за один рейс. Этого, конечно, нельзя игнорировать — опасность нападения клеща снижена, но не исключена. Однако если мы еще учтем, что указанные единичные экземпляры улавливались только в ранневечерние часы суток, когда клещи наиболее активны, и что в полуденные часы, с 11 до 14 час., многократные проходы по маршруту были безрезультатными, то станет ясно, насколько в этот период в полуденные часы становится малой вероятность встречи человека с клещом.

В 1952 г. кривая сезонного ритма агрессивности имела другой характер. На 10 июня приходится только начало падения агрессивности. Хотя кривая с этого момента довольно круто падает, но только в конце июня она становится очень пологой. Следовательно, в этом году территорию, находящуюся в зоне влияния природного клещевого очага, без проведения профилактических мероприятий нельзя было использовать для работы детских учреждений до конца июня.

Участок леса, выбранный для закладки маршрута, должен быть заказником, в котором обеспечивается целость клещевой популяции. Поэтому нельзя закладывать маршрут в местах пастьбы скота, хотя бы и кратковременной, нельзя для маршрута использовать готовые действующие дороги и тропы.

Наш маршрут почти целиком прорубался заново, и только последний участок, от 380 до 540-го метра, проходил по заброшенной зимней лесовозной дороге. По орографическим условиям он был полностью изолирован от выпаса скота. За три сезона был только один случай, когда к маршруту приблизился охотник.

Возникает вопрос: насколько материалы, полученные по предложенной нами и описанной выше методике, можно расценивать как показатель изменения агрессивности отдельных особей клещей? Нельзя ли допустить, что начиная с первых весенних дней нарастание численности нападающих клещей объясняется появлением с конца апреля в течение мая и даже июня все новых партий клещей за счет развития половозрелой

фазы из нимф, напитавшихся в прошлом году, а также за счет половозрелых особей, которые хотя и отродились в прошлом году, но запоздали проснуться после зимней диапаузы?

Как показало изучение сроков метаморфоза клещей в природных условиях, проводившееся в течение 3 лет (1946—1948 гг.), первое предположение полностью отпадает.

В 1946 и 1947 гг. в начале и в середине каждого месяца, начиная с мая и кончая сентябрем, мы закладывали в лесу садочки из мельничного газа со свеженапитавшимися личинками (20 экз.) и отдельно нимфами (10 экз.). Осмотр садочков проводился два раза в месяц, примерно 5 и 25 числа, в продолжение всего вегетационного периода, вплоть до середины сентября.

В результате исследований была установлена зависимость времени отрождения голодных нимфальной и половозрелой фаз от времени питания. Так, если нимфы питались в мае или даже в первой половине июня, то некоторые из них развивались до самцов и самок в конце августа. Если же нимфы были накормлены во второй половине июня и позже, то все они зимовали в напитавшемся состоянии. При этом обнаружилась весьма интересная деталь — все такие зимовавшие нимфы, независимо от того, сколько времени продолжалось их развитие до зимовки, на следующий год не давали голодных имаго до первой декады августа. Иными словами, в период активности голодных половозрелых клещей — в мае, июне, июле — их популяция не может пополняться за счет свежеотродившихся голодных, так как все половозрелые клещи, которые встречаются с весны и до первой декады августа, развились в предшествующий год и зимовали в голодном состоянии под подстилкой.

Однако не все перезимовавшие взрослые голодные клещи весной просыпаются и переходят в активное состояние одновременно. Различия в условиях отдельных микростаций, занимаемых зимующими клещами, могут быть довольно велики. Здесь имеют значение и глубина снежного покрова, и скорость таяния снега, что́ зависит от экспозиции местности и от полноты древесного и кустарникового ярусов. Характер и плотность подстилки также оказывают влияние на условия прогревания находящихся в подстилке клещей.

Мы не можем совершенно исключить и возможность некоторого увеличения числа клещей возле маршрута в результате их переползания. Однако эта возможность обычно преувеличивается. Как показали наши наблюдения, скопление клещей возле троп имеет место главным образом там, где тропами пользуются дикие животные, и объясняется не наползанием, а преимущественно отпадением напитавшихся нимф. Переползание может происходить только с весьма ограниченного расстояния, на котором дистантные рецепторы клещей воспринимают раздражения, причем последние должны довольно часто повторяться. К тому же, как известно, линейное перемещение клеща весьма незначительно, особенно по сильно пересеченной местности, какой для него является почва, покрытая рыхлой подстилкой и травяным покровом.

Все эти соображения заставляют предполагать, что на подъеме кривой сезонного ритма агрессивности сказывается и нарастание численности активных клещей, хотя степень этого влияния пока еще не вскрыта. С другой стороны, следует ожидать, что падение кривой после того, как агрессивность достигла максимальных значений, в какой-то степени отражает и убыль клещей в результате их попадания на животных, а также, вероятно, не в меньшей степени и в результате естественного отмирания тех из них, которые не нашли хозяев. Поэтому мы не имеем оснований считать, что наши кривые отображают изменения только физиологического состояния отдельной особи клеща.

Так как выяснение характера кривой сезонного ритма агрессивности клещей имеет большое практическое значение для установления даты

возможного выезда детских учреждений на летний отдых в лес, для определения сроков летних лесных работ в природном очаге и вообще для планирования профилактических мероприятий во времени, то необходимо стремиться устанавливать эти сроки не в конце сезона, а с некоторым опережением — лучше до начала перехода кривой в плейф. Задача эта вполне разрешима на основе вскрытия связи, существующей между ритмом агрессивности и ходом погоды, для чего следует накапливать материалы в географическом разрезе; при этом одним из важных показателей для прогноза может служить увязка данных сезонного ритма агрессивности с фенологическими спектрами соответствующих растительных объектов.

Суточный ритм агрессивности клещей до последнего времени не нашел еще должного отражения в паразитологической литературе по клещевому энцефалиту. Даже в «Методических указаниях по организации противоклещевой профилактики в природных очагах клещевого весенне-летнего энцефалита», составленных Институтом вирусологии и изданных Министерством здравоохранения СССР в 1954 г., где излагается методика учета численности клещей в природе, не дано никаких указаний на необходимость учета суточного ритма, между тем как он обычно выражен чрезвычайно резко.

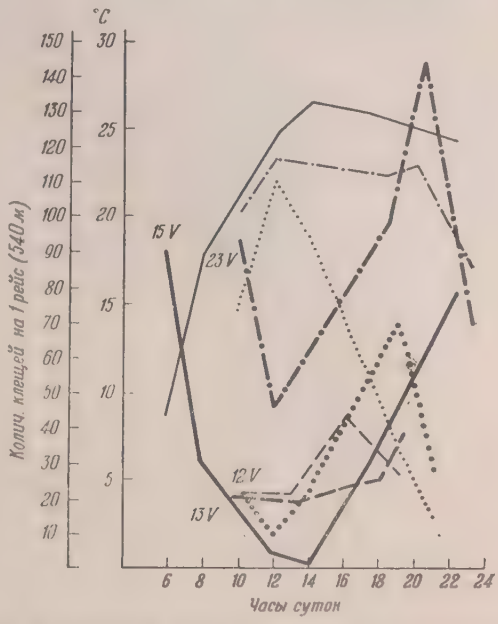



Рис. 2 Суточный ритм агрессивности I persulcatus (по материалам 1952 г.)

Жирными линиями изображены кривые ритма агрессивности клещей, соответственными тонкими линиями температурные кривые

Некоторые характерные особенности кривых суточного ритма демонстрируются на рис. 2 и 3, где жирными линиями представлена агрессивность клещей за определенные дни, а соответствующими тонкими линиями изображены кривые хода температуры по замерам, сделанным одновременно с проходом по маршруту.

На рис. 2 наибольшую суточную амплитуду имеет агрессивность за 15 (сплошная линия) и за 23 мая (штрих-пунктирная линия). 15 мая в 6 час. за один рейс зарегистрировано 90 нападающих клещей, в 10 час. — уже 20 экз., а к 14 час. при проходе по маршруту зарегистрирован всего лишь один клещ. Позднее количество клещей довольно быстро возрастает, достигая в 22 часа 78 экз. за один рейс. Соответственно кривая хода температур показывает, что в 6 час. температура была 8,5°, а к 10 час. 20°. В 14 час. она достигает уже 26°, а затем, вначале медленно, а позднее довольно быстро падает. Таким образом, кривая суточного ритма агрессивности является зеркальным отображением кривой хода температур.

Другая кривая — за 23 мая — сходна с первой кривой, однако в полуденные часы количество клещей держится на довольно высоком уровне, не спускаясь ниже 45 экз. на один рейс. Эта особенность, повидимому, зависит от того, что 23 мая приходится на пик сезонного ритма агрессивности, когда нужна бо́льшая выраженность ограничивающих факторов, чтобы привести агрессивность к нулю.

В первые весенние дни после зимовки клещи ведут себя довольно активно даже при низкой температуре, что видно на кривой за 12 мая (штриховая линия), когда агрессивность клещей, даже при температуре 4°, выражается нападением 20 экз. за один рейс. В это время на кривой незаметно какого-либо ритма. На следующий день, 13 мая (пунктирная линия), когда температура в полдень поднимается до 20°, суточный ритм уже более ясно выражен.

Кривая за 13 мая сильно напоминает таковую за 23 мая. От последней она отличается более слабой выраженностью агрессивности. Сходство

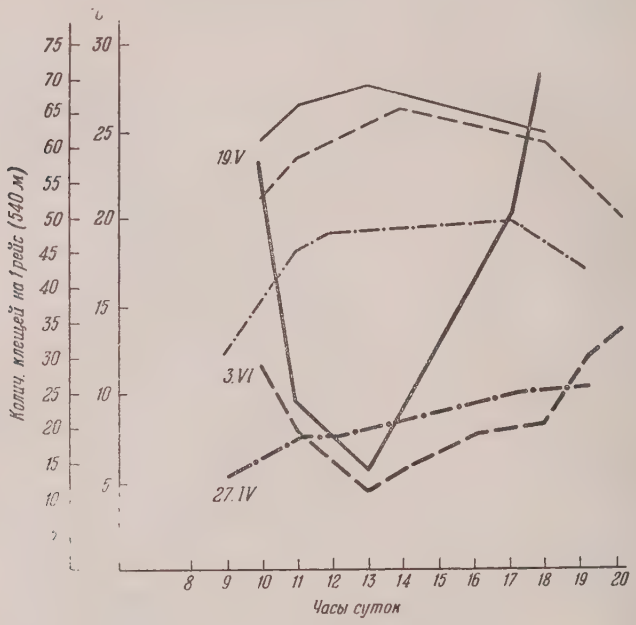



Рис. 3. Суточный ритм агрессивности I. persulcatus (по материалам 1953 г.)
Жирными линиями изображены кривые ритма агрессивности клещей, соответственными тонкими линиями — температурные кривые

отмечается также и в поздневечерние часы — в 19 и 20 час., когда, достигнув максимума (соответственно 68 и 142 клеща), кривые затем к ночи круто падают.

Так как обычно с раннего утра до полудня агрессивность клещей падает, а к вечеру поднимается, то совершенно очевидно, что и в других случаях, например в ночь с 15 на 16 мая, а также с 12 на 13 мая, кривая где-то в поздневечерние или ночные часы ломается.

На рис. 3 изображены кривые суточного ритма по материалам за 1953 г. В самом начале сезона — 27 апреля (штрих-пунктирная линия) — суточный ритм не выражен или, вернее, выражен слабо. 19 мая (сплошная линия) ритм выражен довольно резко. Так как в сезоне 1953 г. на 19 мая приходится пик агрессивности, то количество клещей, нападавших в полдень, в это время еще довольно высоко — 12—13 экз.; значительна и амплитуда колебания агрессивности. 3 июня амплитуда колебания агрессивности снижена. В связи со снижением агрессивности в это время вообще, она не достигает больших значений утром и вечером. Соответственно она низка и в полдень, хотя держится на уровне 10 клещей за рейс.

Таким образом, кривые суточного ритма агрессивности клещей, отражая специфические особенности микроклимата за соответствующие сутки, в общем имеют нечто сходное. Это типичное сходство заключается

в падении кривой с полуночи до полудня и в последующем ее поднятии к поздневечерним часам, когда, достигнув пика, она снова падает. Начало поздневечернего спада приходится в разные дни не на одни и те же часы, а несколько варьирует в зависимости от особенностей абиотических факторов.

Знание суточного ритма агрессивности и его изменений в течение сезона имеет большое практическое значение. На основе этих данных органы противоэпидемической службы могут давать рекомендации, касающиеся распорядка дня в зоне влияния природного очага: устанавливать наиболее безопасное время для прогулок детей в лес, для лесохозяйственных работ, для сбора ягод и т. д.

В настоящее время, когда к работам по клещевому энцефалиту привлечена мощная периферийная сеть санитарно-эпидемических станций, особенно важно обратить внимание на разработку методики полевых обследований природных очагов и настоятельно необходимо унифицировать имеющиеся частные методики. Без этого большой материал будет неизбежно обесценен ввиду методического разнобоя и неполноты, что исключает возможность его сравнительного анализа и обобщений.

---

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXXV 1956 ВЫП. 7

# К ВОПРОСУ О РАСПРОСТРАНЕНИИ КЛЕЩЕЙ РОДА ORNITHODORUS В ЗАКАВКАЗЬЕ

**А. К. ШУСТРОВ**

**Кафедра общей биологии и паразитологии им. акад. Е. Н. Павловского Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова**

В Закавказье и на Северном Кавказе до 1928 г. заболеваний клещевым возвратным тифом не отмечалось. С. П. Канделаки (1935) сообщает, что кавказский клещевой возвратный тиф обнаружен им в 1928 г. (больные из Азербайджана, а затем из Восточной Грузии).

Клещи Ornithodorus на Северном Кавказе были найдены Б. К. Фенюком 20 июня 1933 г. в пещере в окрестностях с. Петровского Ставропольского края. Они оказались новым видом и были описаны под названием Ornithodorus verrucosus (Оленев, Засухин, Фенюк, 1934). При посещении пещеры клещи нападали на людей и присасывались. Две лаборантки, посетившие пещеру, были искусаны клещами и заболели возвратным тифом.

15 июля 1934 г. в той же пещере экспедицией акад. Е. Н. Павловского (А. Н. Скрынник) было собрано 98 экз. Ornithodorus verrucosus. Клещей кормили на морских свинках несколькими группами. Три свинки заболели спирохетозом (Павловский, 1936). Кроме того, акад. Е. Н. Павловский получил от Н. В. Матикашвили клещей, собранных на станции Саганлуг (окрестности Тбилиси) в норах у железнодорожного полотна, и определил их как O. verrucosus. После кормления этих клещей на морских свинках последние также заболели спирохетозом.

По данным Т. К. Рапава (1951), клещи O. verrucosus широко распространены в восточных районах Грузии. Биотопами клещей являются норы полевых мышей, черепах, агам и гнезда птиц (удоды, скворцы), а также норы шакалов и лисиц.

Впервые в Армении спирохетоз был обнаружен у больной 3 июля 1933 г. в Вагаршапатском районе (Чубарян, 1939). А. И. Исаакян и П. П. Перфильев летом 1933 г. собрали здесь в норах тушканчиков клещей, которые оказались новым видом и провизорно были названы А. И. Исаакяном (1936) Ornithodorus alactagalis, sp. n. По данным А. И. Исаакяна, клещи передавали спирохет морским свинкам, белым мышам и тушканчикам. Особенно восприимчив малый тушканчик.

А. И. Чубакова и Ш. С. Мнацаканян (1951) сообщили, что в окрестностях с. Аршалуйс Эчмиадзинского района в норах ими были собраны клещи O. verrucosus. Авторы считают этот вид клещей основным переносчиком клещевого рекурренса в Араратской долине. Для Азербайджана эндемичный очаг клещевого возвратного тифа описали П. П. Попов и И. А. Ахундов (1940) в Кабристане (Кергез), где в 1935 г. наблюдался случай заражения человека клещевым возвратным тифом, после того как его искусали клещи во время сна на земле в дневное время. В этом пункте были найдены клещи O. verrucosus. П. П. Попов (1948) сообщает, что впервые им обнаружен клещевой возвратный тиф в 1932 г. в районе с. Ханлар (Азербайджанская ССР); в 1936 г. клещи O. verrucosus были уже собраны во многих районах Азербайджана (Кабристан, Апшеронский п-ов, долина Куры и Аракса, Нагорный Карабах и Нахичеванская АССР, центр Мугани — Пушкино и др.). Биотопами клещей являлись норы разных позвоночных животных, главным образом мышевидных грызунов и черепах. Г. Григорян (1940) описывает несколько случаев заболевания клещевым возвратным тифом в Азербайджане в 1937—1938 гг. Заражение произошло во время полевых работ.

О нахождении O. verrucosus вблизи жилья человека в Дагестане (Кумторкала) сообщает М. В. Поспелова-Штром (1948). Вероятным источником питания являлись грызуны и летучие мыши. И. Н. Пикуль (1948) в том же населенном пункте (Кумторкала) в 1937 г. нашел сухого клеща O. verrucosus в общежитии, где в 1935 г. был случай клещевого спирохетоза.

Очаг клещевого возвратного тифа в Грузии, где из десяти обитателей домика заболело семь, описывает Т. К. Рапава (1948). В подвальном помещении этого домика в измельченном земляном субстрате были найдены клещи O. verrucosus.

До последних лет клещи Ornithodorus, встречавшиеся на территории Азербайджан-

ской и Грузинской ССР, принимались за O. verrucosus. В настоящее время в литературе имеются указания о том, что на территории Азербайджанской ССР встречаются два вида клещей Ornithodorus: O. verrucosus и O. alactagalis (Павловский, 1952; Поспелова-Штром, 1949). Не исключена возможность обнаружения клещей O. alactagalis и в восточных районах Грузии. Акад. Е. Н. Павловский считает последний вид близким, если не идентичным, O. nereensis Pawl. из Каракалинского района Туркмении. Географическое распространение, экологические особенности и биология клещей O. alactagalis подлежит изучению.

В 1951—1952 гг. в составе экспедиции нами было проведено обследование по выявлению природных очагов клещевого спирохетоза в Закавказье и распространению обоих видов клещей — переносчиков спирохет.

В Армянской ССР сборы клещей проводились в Эчмиадзинском районе. В шести из 72 обследованных нор грызунов обнаружено 97 экз. имаго и нимф Ornithodorus. Половозрелые особи (18 экз.), по которым устанавливался вид клещей, определены как O. alactagalis. Обследованная территория имеет характер полупустыни — это каменистое плато с очень бедной растительностью (в основном полынь), расположенное на высоте 960 м над ур. м. Прилегающий район имеет характерный ландшафт.

В Азербайджанской ССР обследованы районы Шамхор — Долляр, Даль-Мамедлы, расположенные в прикуринской степи; район Алят, Апшеронский п-ов (северо-восточная часть) — на побережье Каспийского моря; некоторые районы Нахичеванской АССР.

В окрестностях г. Шамхора обследовано 47 нор грызунов, черепах, шакалов. В 11 норах собраны клещи Ornithodorus в количестве 142 экз., причем из двух черепашьих нор, расположенных на расстоянии 0,5—1 м одна от другой в овраге на склоне холмов, добыто 35 клещей. При определении их из 14 половозрелых особей пять оказались O. verrucosus и девять — O. alactagalis. В остальных норах крупного размера (повидимому, шакалов) найдены O. verrucosus.

Западнее станции Долляр обследованы норы в двух оврагах. В первом овраге в шести норах собрано 50 клещей, из них 17 имаго определены как O. alactagalis. Эти клещи обнаружены в норах небольшого размера (грызунов, птиц), расположенных в верхних ярусах обрывистых склонов оврага. Во втором овраге в двух крупных норах шакалов собрано 293 экз. клещей (имаго и нимф), из них 65 половозрелых особей определено как O. verrucosus.

В окрестностях населенного пункта Сайфалы (восточнее г. Шамхора) клещи обнаружены на склонах холмов в девяти норах в количестве 115 экз. имаго и нимф. Из 38 половозрелых особей один клещ принадлежал к O. alactagalis и 37 — к O. verrucosus.

На полупустынном плато южнее Алят нами, совместно с П. П. Поповым, обследованы норы грызунов, в четырех из которых собрано 95 экз. клещей. Из одной норы четыре половозрелых клеща определены как O. alactagalis; во второй норе найдены 15 имаго O. verrucosus и 1 экз. O. alactagalis.

На Апшеронском п-ове удалось собрать 12 клещей из двух нор. В числе их одна самка O. verrucosus и один клещ (из второй норы) — O. alactagalis.

Акад. Е. Н. Павловский (1952) сообщает, что ему была передана для определения пробирка с клещами из-под Баку, в которой оказались особи вида, близкого к O. nereensis и O. alactagalis.

В небольших по количеству сборах (24 экз.) из Нахичеванской АССР два половозрелых клеща принадлежат к O. verrucosus и один клещ — к O. alactagalis. Территория обследования — полупустыня с грядами песчаных холмов и скалистых гор. Клещи собраны в норах грызунов на склонах этих холмов.

В окрестностях станции Даль-Мамедлы обследован полуразрушенный дувал (глинобитный забор) заброшенного виноградника, расположенный вблизи населенных пунктов посреди обрабатываемого поля. У основания

дувала имеются норы грызунов и черепах. В пяти норах собрано 23 клеща, из которых 16 имаго определено как O. verrucosus. Этот биотоп клещей близок к хозяйственному. Люди, обрабатывающие поле, при отдыхе в тени у дувала могут подвергнуться нападению клещей и заболеть возвратным тифом. По сообщению врача Краминского, несколько лет назад среди группы лиц, отдыхавших у дувала, появились случаи клещевого возвратного тифа, которые прекратились с переходом людей на другое место. В норах у основания дувала были обнаружены клещи рода Ornithodorus. Клещи, повидимому, выползали из нор и нападали на людей во время сна на земле вблизи нор.

Мы отмечали случаи выползания клещей из норы в природных условиях при появлении людей в непосредственной близости от норы. Наблюдение проводилось на исходе дня возле норы глубиной около 30 см. Наблюдатель лежал у входного отверстия норы. Несколько клещей вначале двигалось по дну норы, а затем — по направлению к выходу. Через несколько минут один клещ достиг наружного края норы и заполз на кисть руки наблюдателя.

Данные по сборам клещей Ornithodorus в Армянской и Азербайджанской ССР в 1951—1952 гг. приведены в таблице.

| Пункт сбора | Число собранных клещей | Из них | |
|---|---|---|---|
| | | O. verrucosus | O. alactagalis |
| Эчмиадзинский район Армянской ССР | 97 | — | 18 |
| Район Шамхора, Азербайджанская ССР | 142 | 13 | 9 |
| Долляр, овраг № 1 | 50 | — | 17 |
| » » № 2 | 293 | 65 | — |
| Даль-Мамедлы | 23 | 16 | — |
| Аляты | 95 | 15 | 5 |
| Сайфалы | 115 | 37 | 1 |
| Апшеронский п-ов | 12 | 1 | 1 |
| Нахичеванская АССР | 24 | 2 | 1 |

Из приведенных данных видно, что оба вида клещей распространены в одних и тех же районах и нередко встречаются в одних и тех же биотопах. Биотопами O. alactagalis чаще являются норы небольших размеров (мелких грызунов, птиц). Субстрат нор — лёссовый и лёссово-гравиевый. O. verrucosus заселяет как крупные, так и мелкие норы.

Отдельные группы клещей проверялись на естественную зараженность спирохетами возвратного тифа кормлением их на морских свинках. После кормления O. verrucosus, взятых в норах черепах и шакалов из района Сайфалы и в норах шакалов на склонах холмов юго-восточнее г. Шамхора, две морские свинки заболели спирохетозом. Одна из свинок погибла на 20-й день после кормления на ней 73 клещей из Сайфалы. Спирохеты были найдены в крови в большом количестве. У второй свинки спирохеты в крови наблюдались с 5-го дня в течение 22 дней. На этой свинке питались три клеща.

## Выводы

1. В Армянской и Азербайджанской ССР распространены два вида норовых клещей рода Ornithodorus: O. verrucosus и O. alactagalis.

2. В обследованных районах Азербайджана оба вида клещей встречаются в одних и тех же пунктах, а нередко — в одних и тех же биотопах.

3. Актуальной задачей является выяснение роли O. alactagalis в передаче спирохет клещевого возвратного тифа.

## Литература


Григорян Г., 1940. К вопросу о клещевом возвратном тифе в Азербайджане, Воен.-санит. дело, № 2—3.

Исаакян А. И., 1926. К вопросу о существовании персидского возвратного тифа в Армении. Клещ Ornithodorus talaje в г. Эревани, Тр. Тропич. ин-та Армении, т. 1. — 1936. Клещевой возвратный тиф в Армении и роль клещей тушканчиков в его распространении, Журн. микробиол., эпидемиол. и иммунол., т. 17, 6.

Канделаки С. П., 1935. О клещевом возвратном тифе в Закавказье, Мед. паразитол., т. IV, вып. 1—2. — 1941. Кавказский клещевой возвратный тиф, Грузмедгиз.

Маруашвили Г. М., 1945. О клещевой возвратной лихорадке, Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, т. 14, вып. 1.

Оленев Н. О., Засухин Д. Н., Фенюк Б. К., 1934. Новый вид Ornithodorus на Юго-Востоке РСФСР, Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., т. 13, вып. 4. Саратов.

Павловский Е. Н., 1936. Новые очаги клещевого рекурренса в СССР (Северный Кавказ и Закавказье), Патогенные животные, изд. ВИЭМ, Тр. отд. паразитол., т. 2. — 1948. Руководство по паразитологии человека, т. 2, Изд-во АН СССР. — 1952. Методы обследования на клещевой спирохетоз, Изд-во АМН СССР.

Пикуль И. Н. и Правоторова А. П., 1948. Клиника дагестанского спирохетоза на экспериментальном материале, Дагестанск. ин-т эпидемиол., микробиол. и мед. паразитол., Уч. зап., 1947, Махач-Кала.

Попов П. П., 1948. Материалы к изучению возвратного тифа в Азербайджане, Изв. АН Азербайджанск. ССР, № 5.

Попов П. П., и Ахундов И. А., 1940. К вопросу о клещевом возвратном тифе в Азербайджане, Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, т. 9, вып. 3.

Поспелова-Штром М. В., 1948. О переносчике клещевого возвратного тифа в Дагестане, Дагестанск. ин-т эпидемиол., микробиол. и мед. паразитол., Уч. зап., 1947, Махач-Кала. — 1949. Клещи (раздел учебника мед. энтомол. под ред. В. Н. Беклемишева), ч. 1.

Рапава Т. К., 1948. Об очаге кавказского клещевого рекурренса, Бюлл. Ин-та малярии и мед. паразитол. Минздрава Грузинск. ССР, № 1. — 1951. Материалы к изучению кавказской клещевой лихорадки в Грузинской ССР. Сообщение 7. К вопросу об очагах распространения клеща Ornithodorus verrucosus в Грузинской ССР, там же, № 2(12).

Чубарян Х. А., 1939. Клещевой возвратный тиф и его переносчик в Вагаршапатском районе АССР, Тр. III Закавказск. съезда по борьбе с малярией и др. тропич. заболеваниями, 1936, Грузмедгиз.

Чубкова А. И. и Мнацаканян Ш. С., 1951. К вопросу о фауне клещей рода Alectorobius в Армении, Тр. Ин-та малярии и мед. паразитол., вып. 5, Ереван.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXXV 1956 ВЫП. 7

# О ПОПЫТКАХ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПРИЗНАКОВ ИНВАЗИИ ВРЕДНОЙ ЧЕРЕПАШКИ

К. В. АРНОЛЬДИ

Институт морфологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР

## 1. Введение и замечания по вопросу о текущей инвазии черепашки на Кубани

Вопрос о закономерностях динамики численности черепашки (Eurygaster integriceps Put.) имеет до сих пор большое теоретическое и практическое значение. Несмотря на ряд исследований последнего десятилетия, он остается во многих отношениях дискуссионным.

В связи с этим вполне оправданны и поиски объективных признаков, которые могли бы характеризовать последовательно ход инвазии и были бы показателями определенных моментов всего этого сложного процесса. Можно различать по крайней мере три основные категории фактов, которые в той или иной мере могут служить признаками отдельных этапов инвазии. Это, во-первых, данные по внутреннему (физиологическому) состоянию организма насекомого, принимаемые нами как результат сложного взаимодействия его со средой обитания; во-вторых, это сама численность популяций черепашки (а также величина занятых ею площадей) и намечающиеся тенденции ее изменения в ту или другую сторону; в-третьих, данные хозяйственной практики, т. е. тот или иной уровень ущерба от деятельности вредителя и объем материальных затрат по организации истребительных мероприятий.

Хотя все эти категории признаков и имеют в конечном счете общую основу, они характеризуют в то же время свои специфические стороны инвазии в целом.

Лабораторией морфологии беспозвоночных ИМЖ АН СССР в той или иной мере разрабатывались две первые группы указанных признаков. В лаборатории, руководимой Д. М. Федотовым, создано представление о том, что вредная черепашка способна существовать в двух очень различных физиологических состояниях: в состоянии высокой жизнеспособности в период ее массового размножения и в состоянии пониженной жизнеспособности в период депрессии численности. В работах Д. М. Федотова (см. например, Федотов, 1947, 1947а) выяснено морфо-функциональное состояние насекомого в оба эти периода. В работах Р. С. Ушатинской (1953, 1955) и Г. М. Строгой (1954, 1955), В. И. Белькевича (1955), а также Е. М. Шумакова, Н. М. Виноградовой и Л. А. Яхимович (1954) описаны некоторые биохимические и физиологические моменты биологии черепашки в период массовой численности. Эти последние данные, к сожалению, в настоящий момент не могут быть использованы для объективной сравнительной характеристики различных состояний черепашки, поскольку в период типично выраженной депрессии численности насекомого оно не подвергалось необходимому изучению.

Данные Д. М. Федотова по морфо-функциональному анализу могут быть использованы лишь с большой осторожностью. Дело в том, что наблюдения над депрессивным состоянием черепашки проводились летом

1945 г. (Федотов, 1947а) в горных районах Средней Азии, в весьма своеобразных условиях. Очевидно, что правомочность сравнения этих данных с результатами изучения черепашки в состоянии массового размножения на Кубани в совсем другой природной и хозяйственной обстановке легко может быть оспариваема.

В настоящее время вопрос о смене периода, или фазы, массового размножения черепашки фазой депрессии насекомого, повидимому, значительно осложнился. Анализ протекания нынешней инвазии вредителя на Кубани за ряд лет не дает достаточно ясной картины замены состояния массового размножения таким депрессивным состоянием, которое могло бы сравниться с наблюдавшимся в Средней Азии[1]. Отсутствие резко выраженной депрессии связывают с известными изменениями обстановки на полях в последний период, а именно — с некоторым, характерным для массовой комбайновой уборки хлебов, сдвигом уборки на более поздние сроки (комбайнами обычно убираются вполне созревшие хлеба), благоприятствующие черепашке[2]. Немаловажное значение в том же направлении, повидимому, имеет изменение биоценоза поля, выражающееся в устранении или в уменьшении роли паразитов вредителя одновременно с весьма вероятным нарастанием стойкости его к применяемым ядам. Эти важные обстоятельства, взятые вместе, повидимому, дают возможность черепашке почти при любых погодных условиях ее жизни в поле и в горах поддерживать численность и жизнеспособность особей на довольно высоком уровне.

В сложившейся на Кубани обстановке анализ хода и направления изменения динамики численности черепашки невозможен теперь без учета новых условий, вносимых человеком, в частности огромной по масштабу химической борьбы. Последствия регулярного воздействия на популяции клопов дуста ДДТ, повидимому, не могут быть откинуты и при анализе динамики черепашки на лежбищах, хотя очевидно, что в общем мест горных зимовок достигают насекомые, мало испытавшие это воздействие или совсем вышедшие из-под удара.

Как бы, однако, не усложнялась в целом картина динамики численности вредной черепашки в связи с хозяйственной деятельностью человека, основная гипотеза о закономерной смене разных физиологических состояний насекомого в зависимости от меняющихся условий жизни заслуживает дальнейшей разработки и является, на мой взгляд, плодотворной.

Интересно дальнейшее выяснение различных признаков или показателей того или иного состояния черепашки, помимо основного биохимического и физиологического ее анализа. До сих пор таким показателем известной степени точности был довольно широко практиковавшийся морфо-функциональный анализ, хорошо обоснованный теоретически и разработанный практически Д. М. Федотовым. Этот метод нашел широкое применение в выяснении особенностей хода нынешней инвазии вредной черепашки, в частности в Краснодарском крае (см. Вредная черепашка, т. III).

Сопоставление основных моментов биологии черепашки в разных областях ее обитания привело меня (Арнольди, 1955) к целесообразности различения трех основных биологических типов черепашки: одного миграционного типа и двух типов оседлой, немигрирующей черепашки — равнинного и горного.

К типу миграционному относятся горно-равнинные популяции насекомого, совершающие регулярные большие перелеты из равнин в прилежащие горы и обратно. К

[1] Д. М. Федотов (1947а) дает очень четкую характеристику физиологической депрессии черепашки в южной Киргизии и выявляет ряд показательных специфических особенностей при морфо-функциональном изучении; отмечается также и ряд особенностей поведения и аритмия развития популяции черепашки в целом. Подобной картины, однако, не удалось наблюдать на Кубани.

[2] Как мера борьбы с черепашкой, очевидно, перспективно широкое внедрение раздельной уборки хлебов

типу немигрирующей черепашки — оседлому равнинному — принадлежат популяции нашей равнинной степи и лесостепи, где насекомое не осуществляет больших перелетов, совершая лишь незначительные, обычно не свыше нескольких километров, перемещения с лесных мест зимовок на поля весной и с полей в лес — летом. Этот тип по отношению к первому является вторичным и возник, повидимому, в связи с развитием хлебных культур степной зоны. К оседлому горному типу были отнесены весьма любопытные местные горные популяции черепашки, не участвующие в больших миграциях и в течение всего своего жизненного цикла ограниченные немногими биотопами данного горного района. Подобные популяции широко представлены в горах Средней Азии (Арнольди, 1947), но существуют также и на Кавказе (Арнольди и Бочарова, 1952) и, повидимому, в Крыму.

Основные массы кубанской черепашки, которая исследовалась лабораторией морфологии беспозвоночных в течение последнего пятилетия, принадлежат к миграционному типу. При помощи морфо-функционального метода Д. М. Федотова (Федотов и Бочарова, 1955) был в общем прослежен для мигрирующей черепашки Кубани ход последней инвазии, некоторые моменты обоснованы биохимически и физиологически (Ушатинская, 1955; Строгая, 1954, 1955; Белькевич, 1955), давались прогнозы численности вредителя. Как можно видеть из приведенных работ, в период с 1948 по 1953 г., которым оканчивается опубликованный материал, имело место сначала быстрое нарастание как численности черепашки, так и ее жизнеспособности; с 1952 г. наметилась обратная тенденция — ухудшения физиологического состояния и уменьшения численности насекомого. Особенно резко изменения в последнем направлении проявились в 1953 г., когда можно было говорить о развивающейся и совершенно определенной общей депрессии черепашки (Федотов и Бочарова, 1955). Работы 1954—1955 гг. показали, однако, что дальнейшего развития хорошо наметившаяся на Кубани депрессия не получила. Весьма благоприятные для черепашки условия жизни и постэмбрионального развития, характеризовавшие оба эти года, в особенности же 1955 г., привели в Краснодарском крае к новому подъему уровня физиологического состояния насекомого и резкому возрастанию его численности. Об этом говорят наблюдения Д. М. Федотова, Г. М. Строгой, О. М. Бочаровой, А. Г. Бирюковой.

## 2. О значении пассивного периода жизни для хода инвазии кубанской черепашки

Не вдаваясь далее в разбор причин нового подъема численности черепашки и в дискуссионный вопрос о характере и дальнейшей судьбе этого подъема, я попытаюсь осветить общую картину развития нынешней инвазии, используя некоторые специфические материалы, относящиеся в основном к пассивному периоду в жизненном цикле клопа.

Исследования, проведенные над черепашкой миграционного типа на Кубани, позволили мне наметить ряд биологических особенностей, которые могут, повидимому, рассматриваться как новые дополнительные признаки определения хода инвазии вредителя. Выявление таких признаков представляет, на мой взгляд, и теоретический и практический интерес, тем более, что до сих пор морфо-функциональные и физиологические признаки, взятые сами по себе, не всегда приводили исследователей к однозначному толкованию и одинаковому пониманию течения данной инвазии.

Пассивный период жизни клопов — их летовка[3] и зимовка — не раз изучался с точки зрения его значения для дальнейших судеб популяций черепашки. Поэтому обращение к таким материалам в настоящей статье отнюдь не является новым. У авторов предшествующего периода изучения черепашки, но еще более — в работах Д. М. Федотова, Р. С. Ушатинской, Г. М. Строгой, В. И. Белькевича и моих имеется немало данных о влиянии главным образом гидротермических условий летовок и зимовок на выживаемость, а также на последующую жизнеспособность и плодовитость клопов. Накоплен значительный материал, показывающий, что и в период покоя насекомое подвержено

[3] Разделение пассивного периода на летовку и зимовку является особенно четким, как известно, в странах Средней Азии. Это относится также, повидимому, и к Передней Азии, во всяком случае к Ирану (Александров, 1948; S. Vodjdani, 1954). Наши работы заставляют считать и летний период жизни черепашки в горах частью общего периода покоя — летовкой; глубина состояния покоя летом в Средней Азии даже выше, чем, например, на Северном Кавказе (Арнольди, 1955). В связи с этим трудно согласиться с Воджданн (S. Vodjdani, l. c.), который, по наблюдениям в 1947 г. в Варамине (Иран), рассматривает летовку как активное состояние, когда происходит передвижение и питание черепашки. Названный автор считает такую картину типичной и говорит о случаях неактивной летовки как о возможных отклонениях отдельных популяций. Дело, очевидно, обстоит как раз наоборот.

значительным и далеко не безразличным для него влияниям даже в условиях мягкого и, безусловно, в целом благоприятствующего клопам климатического режима горно-лесных зимовок Краснодарского края. Следовательно, и здесь в период покоя черепашка не изолируется от окружающей среды, а неизменно находится под отрицательными и положительными ее воздействиями. Это хорошо выявлено последними работами нашей лаборатории (см. Вредная черепашка, т. III).

И все же факты показывают, что как ни очевидны результаты воздействия среды на организм насекомого, клопы в пассивный период жизни в состоянии диапаузы чрезвычайно стабильны и выносливы к тем условиям, которые обычно господствуют на летних и зимних горных лежбищах кубанской черепашки. Анализ хода естественной гибели черепашки в результате зимовки, а также анализ состояния перезимовавших клопов, как правило, не дает оснований говорить ни о сколько-нибудь высокой смертности, ни о катастрофических последствиях зимовки в отношении дальнейшей жизнеспособности.

В силу изложенного нет оснований признавать за периодами летовки и зимовки кубанской черепашки горно-равнинного типа очень крупное или даже определяющее значение в направлении общего хода инвазии. В других районах, с гораздо более суровыми климатическими условиями зимнего периода, в частности в степной зоне и особенно в лесостепной, течение зимнего отрезка периода покоя может иметь определяющее значение в дальнейших судьбах многих популяций черепашки. На это имеется в литературе немало указаний — среди более новых работ, например, у А. В. Жуковского (1946), Д. М. Федотова (1947), А. А. Передельского (1947), М. Д. Таранухи (1955).

Сказанное выше в отношении зимовок и летовок черепашки на Кубани отнюдь не снимает задач изучения насекомого в период покоя в этих районах.

При дальнейшем изучении не следует, однако, искать фактов прямого влияния условий зимы и лета в смысле определения их гибельности для насекомого — это был бы, на наш взгляд, бесплодный путь. Следует подойти ко всей обширной территории горных зимовок дифференцированно и обратить внимание на характерные черты распределения клопов и их состояние на отдельных лежбищах. Предварительный анализ подобных материалов позволил мне (Арнольди, 1955) отметить ряд закономерностей, имеющих, как я думаю, прямое отношение к ходу инвазии в момент взятия этих материалов в природе.

Попытки охарактеризовать условия обитания клопов в период покоя на разных лежбищах неоднократно делались нашим коллективом во время работ на Кубани. Имеются некоторые данные, прямо характеризующие температурный режим отдельных лежбищ во время краткосрочных наблюдений (Арнольди, 1947), а также и в значительные отрезки времени в течение зимовок (Ушатинская, 1955, — сравнительный ход температур на двух соседних склонах разной экспозиции). Больше собрано таких материалов, которые говорят о вероятной обстановке на данных лежбищах, судя по выявлению морфо-функциональных показателей насекомого, его веса, поведения, численности и т. д. (см. работы в сб. «Вредная черепашка», т. III). Очень интересны сравнительные данные Р. С. Ушатинской (1955) и В. И. Белькевича (1955) по биохимической и физиологической характеристике процессов в организме черепашки на зимовках в окрестностях Горячего Ключа (на грани предгорной и основной зон залегания) и на равнинных зимовках в Пластуновском районе. Однако эти работы являются, по существу, лишь пионерскими. Горные летовки и зимовки, хотя бы в пределах основных зон залеганий, остались и поныне не дифференцированными по точным показателям физического режима, а популяции населяющих их клопов — не охарактеризованными точными количественными биохимическими и физиологическими методами.

### 3. Общие особенности распределения черепашки по лежбищам*

Не имея возможности приводить характеристики лежбищ черепашки в горно-лесном массиве Кубани и динамику численности клопов на разных лежбищах за изученные годы, я отсылаю читателя к моей статье в т. III сборника «Вредная черепашка». Ныне я использую основные выводы этой работы и сообщаю некоторые новые материалы, полученные в 1954—1955 гг.[4].

[4] Сбор материала проведен при активном участии А. Г. Бирюковой, Е. Н. Поливановой, Г. Ф. Курчевой, К. П. Котовой, что отмечается мною с благодарностью.

Летовки и зимовки мигрирующей черепашки на Кубани лежат в горно-лесном массиве к югу от прикубанской равнины, где размножаются и развиваются клопы. Невысокие (до 900 м над ур. м.) горные складки вытянуты с северо-запада на юго-восток, причем водораздельный хребет — обычный предел миграций клопов на юг — отстоит от северной границы лесного массива на 15—35 км. В этих пределах в основном и расположен пояс горных кубанских зимовок.

Прилегающий к степи (точнее — закубанской лесостепи) пояс лесного массива в 5—10 км шириною расположен на мягких увалах 150—250 м высотой и представляет собой преимущественно низкобонитетные леса местного пользования, перемежающиеся культурными участками и нередко имеющие вид редколесий или кустарниковых зарослей. Эти лежбища выделены мною как предгорная зона залеганий клопа. Южнее увалы, боковые отроги и параллельные основным хребтам складки поднимаются выше, одеты преимуществено дубовыми лесами лучшего роста; эти леса включаются в основную зону кубанских горных зимовок, которая в виде пояса шириною в 10—20 км простирается с запада на восток и в южной части достигает высот около 500 м. Склоны и отроги водораздельного хребта выделены в виде глубинной зоны залеганий черепашки.

Схема подразделения всей территории горных зимовок, данная выше, оправдывается уже тем, что отражает существенные особенности распределения клопов на лежбищах.

Для предгорной зоны в период массовой численности черепашки в общем характерны весьма пестрые по плотности и непостоянные из года в год залегания. Основная зона характеризуется обычно более стабильным распределением черепашки: все пригодные лежбища занимаются с той или иной заметной степенью плотности; в этой зоне сосредоточивается подавляющее количество клопов. Для глубинных лежбищ характерны, как правило, небольшие плотности, причем распределение клопов очень спорадично, скопления редки и разбросанны.

Работами нашей лаборатории показано, что в условиях Кубани для сохранения жизнеспособности и плодовитости черепашки миграционного типа более важен первый отрезок периода неактивной жизни, а именно летне-осенний, когда при неблагоприятном температурном и общем гидротермическом режиме лежбищ, при больших положительных отклонениях температуры воздуха происходят особенно заметные траты жира и резервных питательных веществ насекомого. Выяснение режима отдельных лежбищ имеет с этой точки зрения определенный интерес.

Наблюдения на местах летовок в трех выделенных зонах залеганий черепашки (Арнольди, 1955) говорят, что условия обитания клопов в подстилках леса значительно менее благоприятны в предгорной зоне; они много лучше на используемых лежбищах основной и глубинной зон, среди лучших древостоев и более развитой подстилки, препятствующих повышению температуры на лежбищах. Особенное значение эти различия имеют в годы с устойчивой жаркой засушливой погодой в конце лета и начале осени.

## 4. Материалы по фактической характеристике распределения черепашки на лежбищах при изменении хода инвазии

Обрисованная мною общая схема распределения черепашки на кубанских горных лежбищах в период массовой численности может быть несколько детализирована применительно к отдельным моментам хода нынешней инвазии насекомого.

Попытка в указанном направлении была предпринята мною (Арнольди, 1955) в результате выяснения общих явлений в распределении клопов и сопоставлении особенностей этого распределения в разные годы с различным состоянием клопов, изучавшемся в лаборатории морфологии методом морфо-функционального анализа, а частично — и биохимически. Опубликованные до сих пор материалы позволили, однако, наметить тенденцию развития популяции лишь в одном направлении, а именно в направлении последовательного развития депрессии; в настоящее время получает освещение и противоположное направление. Следовательно,

теперь возможно говорить о признаках общего хода инвазии на основе выяснения динамики залеганий черепашки в разных зонах, что связано с физиологическим состоянием самих насекомых.

На нескольких моментах необходимо остановиться и привести ряд фактических материалов.

Выделение трех зон зимовок черепашки в горах Кубани оказалось оправданным не только по общему характеру залеганий, о чем говорилось выше, но и по преобладающему составу клопов на лежбищах. В годы массовой численности предгорные лежбища обычно заняты относительно мелкими, легковесными, а следовательно, и менее упитанными клопами, причем, как правило, численность самцов много или несколько превышает численность самок. Лежбища основной зоны имеют клопов в основном более жизнеспособных, нормально упитанных по уровню данного года; соотношение полов может быть различным, но в начале неактивного периода оно часто равняется 1 : 1. На глубинных и наиболее высоко расположенных лежбищах, например на водораздельном хребте Коцегур, численно преобладают самки, и этих зимовок вообще достигают лишь более сильные, хорошо упитанные особи. Описанная картина распределения характерна для тех лет текущей инвазии (именно 1949—1951 гг.), когда при высокой численности черепашки и общий уровень физиологического состояния ее был более или менее высоким. Как известно (и уже отмечалось мною выше), в период 1952—1953 гг. численность черепашки стала резко снижаться и морфо-функциональный анализ клопов давал основание говорить о начавшейся общей депрессии насекомого (Федотов и Бочарова, 1955). Что же дает в этом отношении изучение распределения клопов на лежбищах?

Воспользуемся некоторыми фактическими данными, полученными в результате регулярных обследований горных летовок и зимовок черепашки в указанный выше период 1952—1953 гг. и в 2 последующих года.

Для лучшей сравнимости количественных данных я ограничиваю в основном материал двумя районами массовых горных залеганий черепашки — Северским и Абинским. В пределах Северского лесхоза сравним три весьма типичных пункта в основной зоне залеганий клопа — лесные кварталы № 13 и 14, 21, 2 и 4. Первые два лежат на северном склоне и вершине отрога господствующего хребта (массив горы Убин), на высоте 450—500 м над ур. м., примерно в 20 км от северной границы горных лесов; 21-й квартал — вблизи от станицы Убинской, на высоте 300 м, в средней части зоны; 2 и 4-й кварталы — южнее станицы Азовской, на низких увалах около 150—200 м высотою, в 5—6 км от границы леса. Предгорную зону характеризуют участки дубового редколесья в окрестностях станицы Азовской, еще более близкие к границам степи. Все отмеченные пункты сбора материала расположены примерно на одной линии от степи на юг, в горы, т. е. представляют собой разрез пояса зимовок по основному пути пролета черепашки. Для характеристики распределения черепашки в Абинском районе использованы данные по вершине Шеше (близ станицы Ереванской), лежащей в центре основной зоны, и по водораздельному хребту Коцегур (вершины Крестовая и Чубатая — типичные точки глубинной зоны) — прямо к югу от предыдущего пункта.

Средние плотности черепашки на лежбищах в указанных пунктах и соотношение полов в процентах (округленно) сопоставляются за два типичных срока: 1950 г. — год высокой численности физиологически сильных клопов и 1953 г. — год низкой численности и более или менее депрессивного состояния клопов. Данные за оба года относятся к сентябрю (табл. 1).

Хорошо видно, что в основной зоне, как в Северском, так и в Абинском районе (это характерно и для других мест Кубани) при общем падении плотности залеганий в 1953 г. в сравнении с 1950 г. характерно изменилось соотношение полов в сторону относительного увеличения числа самок; нормальное для основной зоны соотношение 1 : 1 (примерно сохранившееся и в 1950 г.) заметно нарушилось в депрессивном году. Для глубинных зимовок всегда характерно превышение численности самок; в 1953 г. эта особенность резко усилилась — вплоть до того, что на вершин-

ных луговых полянах гор Крестовой и Чубатой водораздельного хребта все 100% обнаруженных клопов оказались самками.

Предгорная зона в этом отношении менее характерна, поскольку, как правило, она заселяется более слабыми особями и нередко преимущественно самцами.

Таблица 1

**Динамика горных залеганий черепашки при развитии депрессии**

| Место наблюдений | Осень 1950 г. | | Осень 1953 г. | |
|---|---|---|---|---|
| | Плотность, экз/м² | Отношение ♀:♂, в % | Плотность, экз/м² | Отношение ♀:♂, в % |
| Основная зона: | | | | |
| 13 и 14-й кварталы | 23,4 | 56:44 | 2,8 | 87:13 |
| 21-й квартал | 16,0 | 58:42 | 7,0 | 50:50 |
| 2 и 4-й кварталы | 10,4 | 47:53 | 0,9 | 60:40 |
| Гора Шезе | 54,5 | 50:50 | 28,5 | 62:38 |
| Предгорная зона: | | | | |
| Станица Азовская | 27,0 | 36:64 | 1,2 | 45:55 |
| Глубинная зона: | | | | |
| Хребет Коцегур | 8,0 | 66:34 | 2,6 | 79:21* 100 : 0** |

* Северный склон.
** Вершина.

Посмотрим, как изменились наблюдаемые отношения непосредственно после переломного момента, когда падавшая до конца 1953 г. кривая жизнеспособности и численности черепашки снова — и для многих исследователей неожиданно — пошла вверх в 1954 г. (табл. 2).

Таблица 2

**Динамика горных залеганий при повышении жизнеспособности черепашки**

| Место наблюдений | Осень 1954 г. | | Осень 1955 г. | |
|---|---|---|---|---|
| | Плотность, экз/м² | Отношение ♀:♂, в % | Плотность, экз/м² | Отношение ♀:♂, в % |
| Основная зона: | | | | |
| 13 и 14-й кварталы | 4,8 | 73:27 | 4,6 | 66:34 |
| 21-й квартал | 5,6 | 48:52 | 32,0 | 40:60 |
| 2 и 4-й кварталы | 7,2 | 45:55 | 23,3 | 45:55 |
| Гора Шезе | 16,5 | 57:43 | 399,0 | 54:46 |
| Предгорная зона: | | | | |
| Станица Азовская | 14,8 | 46:54 | 13,3 | 35:65 |
| Глубинная зона: | | | | |
| Хребет Коцегур (лес) | 4,8 | 72:28 | 13,6 | 80:20 |

Сопоставление данных 1953 г. (табл. 1) с данными 1954 г. по тем же самым районам и пунктам и в те же сроки (сентябрь) говорит об общей тенденции нарастания численности клопов на лежбищах. Для основной зоны замечается также определенная тенденция выравнивания соотношения количества самок и самцов; в глубинной зоне, на хребте Коцегур, самцы в 1954 г. уже обнаруживаются, хотя и в незначительном проценте. Параллельно резкому повышению плотностей на лежбищах в 1955 г. идет дальнейшее выравнивание численности самок и самцов. В глубинной зоне, на хребте Коцегур, это также может быть отмечено, хотя в данном году повсюду на основных и глубинных зимовках резко бросается в глаза различная избирательность клопами и того и другого пола освещенных

и затененных лежбищ. Эта избирательность наблюдается обычно в той или иной мере и в другие годы, но в 1955 г. она была особенно явной; применительно к водораздельному хребту это демонстрируется в табл. 3.

Таблица 3

**Особенности распределения черепашки на освещенных и затененных местах**

(Хребет Коцегур, осень 1955 г.)

| Место наблюдений | Плотность, экз/м² | Отношение ♀:♂, в % |
|---|---|---|
| Дубняк северного склона, 400 м над ур. м. | 13,6 | 80:20 |
| Поляна, 500 м над ур. м., дерновина | 12,8 | 45:56 |
| То же, под кустами | 146,0 | 47:53 |
| Вершинная поляна, 720 м над ур. м., дерновина | 24,4 | 56:44 |
| То же, под кустами | 258,0 | 73:27 |

При общем преобладании самок, характеризующем глубинную зону, соотношение полов изменяется в сторону увеличения самцов на освещенных лежбищах, и наоборот. Так, на вершине горы Крестовой в дерновине и луговом войлоке клопы обоих полов были численно близки, но в подстилке стоящих рядом отдельных дубков самцов оказалось более чем в три раза меньше. Выявление динамики соотношения полов на лежбищах должно базироваться, таким образом, на некоторых средних данных, с учетом приведенных фактов.

Причины этого явления прямо не исследованы, но вряд ли вызывает сомнение связь его с физиологическим состоянием насекомых и, повидимому, с известными отличиями в глубине и особенностях диапаузы у разных полов. Как показывают работы нашей лаборатории [физиологические и биохимические данные имеются у Р. С. Ушатинской (1955) и Г. М. Строгой (1955)], заторможенность процессов обмена веществ, характерная для диапаузирующих насекомых, оказывается несколько меньшей у самцов сравнительно с самками; у самцов на летних лежбищах наблюдается, в частности, определенное развитие половой системы, а вместе с этим — и относительно повышенный расход накопленных резервов. Очень вероятно, что все эти обстоятельства вызывают и бо́льшую подвижность именно самцов, равно как и различные у обоих полов требования к теплу и влаге на летовках.

Обращает на себя внимание резкое повышение количества черепашки на водораздельном хребте, чего мне не приходилось наблюдать ранее даже в годы пика инвазии. Общее число самцов на вершинах в 1955 г. остается небольшим, так как основная масса клопов сосредоточена под древесно-кустарниковыми укрытиями, где самки резко господствуют.

Как видно из табл. 1 и 2, сравнение последовательно расположенных по высоте пунктов учета в пределах одного узкого района дает в общем в верхних отрезках основной зоны, по мере поднятия выше и вглубь гор, падение плотностей клопов и относительный прирост количества самок. Аналогичная картина была выявлена в Горяче-Ключевском районе на южных склонах хребта Пшаф. Учеты, которые могут служить показателями характера дальнейшего изменения численности черепашки и подтверждают анализируемые особенности распределения ее, были произведены близ урочища Белая Латка в сентябре 1954 и 1955 гг. (табл. 4).

Как видно, общая тенденция соотношения полов подтверждается и этими материалами, хотя в общем по Горяче-Ключевскому району, особенно на менее высоких лежбищах, обследователями часто отмечается большая пестрота залеганий — как в отношении плотностей, так и в смысле численности самок и самцов.

Таблица 4

**Особенности распределения черепашки по лесному склону**
(Хребет Пшаф, Белая Латка)

| Место наблюдений | Осень 1954 г. | | Осень 1955 г. | |
|---|---|---|---|---|
| | Плотность, экз/м² | Отношение ♀ : ♂, в % | Плотность, экз/м² | Отношение ♀ : ♂, в % |
| Средняя часть склона | 8,0 | 50:50 | 48,4 | 50:50 |
| Верхняя треть склона | 13,6 | 66:34 | 83,2 | 60:40 |
| У гребня | 4,0 | 76:24 | 18,4 | 68:32 |

## 5. Обсуждение имеющихся материалов

Установленные работами последнего пятилетия и описанные выше закономерности распределения черепашки по горно-лесным кубанским лежбищам, естественно, требуют того или иного объяснения.

Вопрос в целом далеко не прост, поскольку при попытках его разрешения приходится иметь дело по крайней мере с тремя категориями фактов. Необходимо учитывать: 1) физиологическое состояние или степень жизнеспособности клопов, 2) большую миграцию насекомого — как в ее общих проявлениях, так и частные местные условия перелетов изучаемых популяций черепашки в данном году, 3) степень активности насекомого в связи с условиями летовки на тех или иных лежбищах, в особенности такое важное для уяснения конкретной картины распределения явление, как миграционные концентрации и их последующее рассредоточение (Арнольди, 1955).

Эти вопросы в данной статье можно осветить лишь очень кратко.

Комплексный характер работ по вредной черепашке, руководимых Д. М. Федотовым, в значительной мере обеспечил возможность параллельно выяснить характер распределения насекомого в период покоя и особенности морфо-функционального и отчасти физиологического состояния клопов. Более полный и более или менее сравнимый материал по специальной характеристике черепашки в разных зонах горных залеганий собран, однако, лишь в последнее время. Обработка его позволит, очевидно, дать некоторые объективные биохимические показатели состояния клопов по степени их жизнеспособности на разных лежбищах. Морфо-функциональный анализ по методу Д. М. Федотова применялся им и его сотрудниками на зимующей черепашке более широко. Новые материалы А. Г. Бирюковой и в этом отношении в той или иной мере охарактеризуют клопов разных типичных лежбищ. В настоящее время я могу привести лишь небольшие косвенные данные, в какой-то мере отражающие общее физиологическое состояние и степень жизнеспособности насекомого. Таковые данные по живому весу черепашки [5], определявшемуся в условиях устойчивой сухой погоды в сентябре 1955 г. Цифры обработаны и любезно предоставлены мне Г. М. Строгой.

В табл. 5 сопоставлены средние данные индивидуального взвешивания 100 самок и 100 самцов из тех же пунктов, откуда приведены материалы в табл. 1—3.

Особый интерес представляет для нас сравнение данных разреза: предгорная зона (Азовская) — центр основной зоны (21-й квартал) — верхний отрезок этой зоны (14-й квартал). Данные легко сравнимы [6] и

[5] Живой вес определялся К. П. Котовой путем индивидуального взвешивания 100 самок и 100 самцов на торзионных весах после доставки пробы в лабораторию.

[6] Сравнимость данных по живому или общему весу должна, как правильно полагает Г. М. Строгая (1955), приниматься с осторожностью; более правомочны сопоставления в ближайшие сроки; в нашем случае облегчает сравнение относительная выровненность режима на лежбищах вследствие стабильности погоды.

Таблица 5

**Живой вес черепашки на типичных горных лежбищах осенью 1955 г.**

| Место сбора | Время сбора | Средн. вес в мг | |
|---|---|---|---|
| | | самки | самцы |
| Станица Азовская | 24·IX | 116,0 | 104,6 |
| „ Убинская, 21-й квартал | 10·IX | 123,1 | 113,6 |
| „ „ 14-й квартал | 27·IX | 125,3 | 120,6 |
| Гора Крестовая | 15·IX | 120,5 | 117,6 |

позволяют наметить очень определенный ряд: наиболее тяжелые особи тяготеют к верхней части разреза, наиболее легкие (или слабые) — к нижней, т. е. находятся в пределах предгорной зоны. Значительно более высокие глубинные лежбища на хребте Коцегур (гора Крестовая) дают, в сравнении с районом станицы Убинской, несколько пониженный средний вес. Помимо некоторых обстоятельств самого перелета клопов — о чем ниже,— это, повидимому, объясняется уже ранее отмечавшимся нашей лабораторией, а также работниками Краснодарского отдела борьбы с вредителями фактом относительно более ослабленного состояния черепашки, прилетающей на горные лежбища Абинского района. Но в пределах уровня состояния клопов этого района глубинных и высоких лежбищ достигают в среднем, как правило, также наиболее сильные и тяжелые насекомые.

Таким образом, материалы 2 последних лет исследований, а также в той или иной мере уже опубликованные данные (Федотов и Бочарова, 1955, и другие работы сб. «Вредная черепашка», т. III) указывают с несомненностью, что основные особенности распределения черепашки на лежбищах разных зон залеганий прямо связаны с общим состоянием насекомого в смысле уровня его жизнеспособности.

Эта связь осуществляется в первую очередь через большие перелеты черепашки. Физиологическим состоянием мигрирующих на горные лежбища клопов определяется общий ход и, очевидно, результат всей миграции в целом. Относительно слабые, мелкие насекомые, среди которых значительный процент составляют самцы, долетают в среднем лишь до предгорных лежбищ; более сильные особи в массе достигают лежбищ основной зоны, как правило, достаточно благоприятных для покоящейся черепашки, и, наконец, наиболее сильные и упитанные особи — а таковыми бывают чаще самки — прилетают на высокие лежбища глубинной зоны. Эти закономерности и выражены, без сомнения, в общей схеме горных залеганий кубанской черепашки.

Если бы перелет совершался всегда в равных условиях погоды, а после него черепашка также оказывалась бы в выровненных условиях, то при точно определенном пути пролета удалось бы, вероятно, установить не корреляционную, а функциональную зависимость состояния пребывающей на зимовках черепашки от пройденного ею пути и обстановки весеннего ее развития. Ни те, ни другие условия, однако, не осуществляются в природе в сколько-нибудь полной мере. Условия погоды при перелете конкретной популяции, например направление и сила ветра, возникновение облачности и т. д., вносят свои коррективы в ход миграции, то вызывая преждевременное снижение и посадку клопов, то, наоборот, способствуя преодолению даже более слабыми особями ненормально длинного пути. С этими условиями в известной мере связана наблюдаемая нередко неоднородность насекомых на лежбищах.

С другой стороны, самые качества лежбищ для покоящейся черепашки оказываются весьма различными. Эти обстоятельства были в той или иной мере проанализированы ранее (Федотов, 1947; Арнольди, 1947;

Ушатинская, 1955; Белькевич, 1955). Неблагоприятный гидротермический режим лежбищ вызывает у черепашки потребность в перемене мест залегания и подвижности, связанной с затратой накопленных энергетических резервов, что не может в той или иной мере не отразиться отрицательно на дальнейшей судьбе популяции. Наконец, нельзя не учесть зависимости распределения черепашки на летовках от способности клопов совершать перелеты большими массами и оседать в определенных пунктах, образуя огромные миграционные концентрации. Последовательное расселение насекомых из этих первоначальных скоплений может продолжаться в некоторых случаях длительное время. В таких случаях, а также при высоких температурах конца лета и осени, вызывающих повышенную подвижность клопов, распределение черепашки на летовках может заметно отличаться от распределения на зимовках, подобно тому как это имеет место нормально в Средней Азии или, например, в Иране (по данным Александрова, 1948, и S. Vodjdani, 1954).

Наконец, условия самого перелета, вызывающие его компактность или растянутость, могут в той или иной мере повлиять на распределение клопов на лежбищах ввиду, например, значительного ослабления некоторых особей, в особенности несильных самцов, при растянутой вследствие неблагоприятных погодных условий миграции. На это указывает учет расходования клопами резервных веществ в период перелета (Строгая, 1955).

Мы видим, таким образом, что основная картина соответствия особенностей распределения черепашки в горах Кубани ее внутреннему физиологическому состоянию претерпевает значительные видоизменения в итоге действия различных факторов, в результате чего между этими явлениями наблюдается не функциональная зависимость, а лишь коррелятивная связь той или иной силы.

Многие особенности распределения в каждом конкретном случае могут быть результатом частных и местных причин. Однако в целом они связываются в основном с господствующим в данный год ходом главнейших погодных условий, и прежде всего температуры и влажности (как воздуха, так и верхних горизонтов почвы) в летне-осенний период. Резкие и длительные отклонения в ту или иную сторону от нормы в гидротермическом режиме вызывают в целом совершенно закономерные изменения в характере распределения черепашки и, несомненно, в ее физиологическом состоянии.

Сопоставляя из года в год особенности численного распределения черепашки на лежбищах, соотношение полов покоящихся клопов и некоторые другие моменты на фоне конкретных условий жизни в горах Кубани, можно получить общую картину динамики залеганий черепашки во времени, т. е. в условиях протекающей инвазии насекомого. Важно отметить, что эта динамика является лишь известным отображением состояния черепашки, определяемого морфофункциональным анализом или биохимическим путем, поскольку в основе ее лежат и специфические факторы, связанные, как видно из вышеизложенного, с особенностями и закономерностями миграции, а также с характером поведения клопов в связи с режимом конкретного года.

## 6. Особенности динамики горных залеганий черепашки как признаки текущей инвазии

Возвращаясь к вопросу об определении признаков хода инвазии черепашки на Кубани, можно попытаться теперь оценить результаты изложенного вкратце фактического материала и обсуждения имеющихся данных с точки зрения использования их для характеристики моментов массового размножения или инвазии вредителя. Как видно из вступления

к данной работе, наши факты относятся ко второй из трех намеченных категорий явлений, рассматриваемых в качестве признаков хода инвазии.

Представленные в опубликованном исследовании (Арнольди, 1955) — частично также и в настоящей статье — материалы позволяют говорить по крайней мере о двух довольно явственных признаках из области динамики горных залеганий черепашки, связанных с различными этапами инвазии вредителя. Во-первых, это изменения динамики численности на лежбищах в разных зонах залеганий; во-вторых — изменения соотношения полов в этих же зонах.

При падении кривой хода инвазии — уменьшении численности черепашки и ухудшении ее физиологического состояния — динамика численности насекомых на лежбищах обнаруживает сдвиги в сторону освобождения от клопов глубинной зоны, особенно высоко расположенных лежбищ, и сосредоточение черепашки преимущественно в более низких частях основной зоны. При подъеме указанной кривой наблюдаются обратные сдвиги, и заселение глубинных и высоких лежбищ явно нарастает.

По динамике соотношения полов черепашки оба этапа инвазии так же четко различаются. По мере падения кривой массового размножения происходит все более явное уменьшение количества самцов, особенно же — по отношению к самкам — в глубинной зоне залеганий, а также, хотя и в меньшей степени, в верхней половине основной зоны; признаком этапа нарастания кривой являются сдвиги популяции в противоположном направлении.

Дальнейший анализ материала, возможно, даст и некоторые другие признаки определения хода инвазии, вроде намечающейся тенденции расширения площадей горных зимовок по мере развития инвазии и возникновения вместе с тем изолированных глубинных очагов, но в настоящее время не представляется еще возможным расшифровать эти данные с необходимой для использования ясностью.

Поиски признаков хода инвазии из области динамики залеганий черепашки в дополнение к основным материалам, которые представляют физиология и биохимия организма, равно как и морфо-функциональный анализ, на мой взгляд, отнюдь не являются излишними. Материал, необходимый для соответственного анализа, можно в избытке получить, используя данные огромных по объему и ежегодно проводимых разведывательных обследований на плотность заселения районов черепашкой.

Своевременный анализ динамики залеганий может быть использован, разумеется, и как материал для прогноза численности вредителя на будущий год. В частности, переломный момент в ходе нынешней инвазии, когда в 1954 г. кривая снова пошла вверх, был подмечен на этом материале скорее и яснее, чем в результате применения морфо-функционального метода. Основным условием успешной применимости последнего, несомненно зарекомендовавшего себя, метода является, очевидно, обеспечение правильного отражения исследуемым материалом состояния популяции в природе, а это достигается значительной повторностью определений и локальным разнообразием проб. Соблюдение этих, необходимых для получения доброкачественных результатов, условий приводит к известной громоздкости метода. При пестроте данных морфологических вскрытий клопов из различных пунктов или проб и возникающих при этом потребностей повторных определений особенно полезно привлекать данные по закономерностям или динамике численности черепашки на лежбищах. Это тем более удобно, что и применение метода морфо-функционального исследования требует в той или иной мере знания и плотности и численности вредителя в период исследования. Данное обстоятельство нашло отражение и в методических пособиях для практики (Федотов, 1954).

## Выводы

1. Ввиду того, что некоторые важные особенности текущего массового размножения или инвазии вредной черепашки на Кубани, несмотря на проведенные крупные исследования, остаются неразрешенными или дискуссионными, требуются дальнейшие работы. Необходимы исследования тонких взаимоотношений организма и среды в связи с проблемой существования насекомого в двух фазах: физиологической депрессии и повышенной жизнеспособности; нужны работы по вопросам значения хозяйственной деятельности человека для хода инвазии вредителя.

2. Пассивный период жизни черепашки миграционного типа в горах Кубани не определяет в основном того или иного направления процесса инвазии в целом, хотя далеко не безразличен для судеб отдельных популяций насекомого.

3. Особенности распределения черепашки на горно-лесных лежбищах дают основание установить общие закономерности распределения, отражающие в значительной степени физиологическое состояние клопов данной генерации.

4. Важнейшим звеном, связующим картину распределения по лежбищам с физиологическим состоянием клопов, является большая миграция. Специфика перелетов и особенности дальнейшего поведения насекомых на лежбищах определяют наличие той или иной коррелятивной связи между распределением на зимовках и внутренним состоянием клопов.

5. Анализ особенностей распределения черепашки за ряд лет, т. е. общая динамика залеганий, даст определенную характеристику течения инвазии и выявляет переломные моменты в этом процессе.

6. Некоторые особенности динамики численности черепашки на лежбищах могут рассматриваться как известные объективные признаки хода инвазии: к таковым относятся характер распределения клопов по зонам залеганий и соотношение полов на лежбищах разных зон.

7. При прогнозировании численности черепашки методом морфо-функционального анализа важно также учитывать и признаки динамики залеганий, тем более, что морфо-функциональный анализ по необходимости должен сочетаться с тем или иным учетом численности вредителя.

### Литература


Александров Н., 1948. Eurygaster integriceps Put. à Varamine et ses parasites, Entomol. et phythopatol. appliquées Tehran, № 5, 8.

Арнольди К. В., 1947. Вредная черепашка (Eurygaster integriceps) в дикой природе Средней Азии в связи с экологическими и биоценологическими моментами ее биологии, Сб. «Вредная черепашка», т. 1. Изд-во АН СССР. — 1955. Зимовки вредной черепашки (Eurygaster integriceps Put.) в горах Кубани по исследованиям 1949—1953 гг., там же, т. III.

Арнольди К. В. и Бочарова О. М., 1952. О вредной черепашке (Eurygaster integriceps Put.) в горах северо-западного Кавказа, ДАН СССР, т. 84, № 3.

Белькевич В. И., 1955. Исследования физиологического состояния черепашки (Eurygaster integriceps Put.) в период подготовки к зимовке (автореф. дисс.), изд. ВАСХНИЛ, Л.

Вредная черепашка (сборник), т. III, Изд-во АН СССР, 1955.

Жуковский А. В., 1946. Факторы, обусловливавшие снижения численности черепашки в 1941 г. в Воронежской области, Тр. Воронежск. станции защиты раст., вып. 8.

Передельский А. А., 1947. Биологические основы теории и практики борьбы с вредной черепашкой, Сб. «Вредная черепашка», т. II, Изд-во АН СССР.

Строгая Г. М., 1954. Динамика некоторых биохимических компонентов у вредной черепашки (Eurygaster integriceps Put.) в годичном цикле, Зоол. журн., т. XXXIII, вып. 3. — 1955. Значение некоторых биохимических компонентов в индивидуальном развитии вредной черепашки (Eurygaster integriceps Put.), Сб. «Вредная черепашка», т. III, Изд-во АН СССР.

Тарануха М. Д., 1955. К экологии клопа — вредной черепашки в условиях юга степной зоны УССР, Зоол. журн., т. XXXIV, вып. 6.

Ушатинская Р. С., 1955. Пищевые резервы в кишечнике вредной черепашки (Eurygaster integriceps) в период покоя и их биологическое значение, ДАН СССР,

т. 93, № 4. — 1955. Физиологические особенности вредной черепашки (Eurygaster integriceps Put.) в период покоя при зимовке в горах и на равнине, Сб. «Вредная черепашка», т. III, Изд-во АН СССР.
Федотов Д. М., 1947. Изменения внутреннего состояния имаго вредной черепашки (Eurygaster integriceps Put.) в течение года, Сб. «Вредная черепашка», т. I, Изд-во АН СССР. — 1947а. Состояние вредной черепашки Eurygaster integriceps Put. в период депрессии численности, там же, т. II. — 1954. Прогнозы численности вредной черепашки, Изд-во АН СССР.
Федотов Д. М. и Бочарова О. М., 1955. Зависимость морфо-функционального состояния вредной черепашки (Eurygaster integriceps Put.) от условий жизни, Сб. «Вредная черепашка», т. III, Изд-во АН СССР.
Шумаков Е. М., Виноградова Н. М., Яхимович Л. А., 1954. Динамика накопления и траты жировых резервов у вредной черепашки, Зоол. журн., т. XXXIII, вып. 1.
Vodjdani S., 1954. Contribution a l'étude des punaises des céréales, Ann. d. Epiphyt., Paris, 5 année, N° 2.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXV 1956 ВЫП. 7

# ОБ ИЗМЕНЧИВОСТИ РИСУНКА ДНЕВНЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ (RHOPALOCERA) [1]

Б. Н. ШВАНВИЧ

Ленинградский государственный университет им. А. А. Жданова

В настоящее время мы приближаемся к выяснению общей схемы крылового рисунка почти всего отряда чешуекрылых. За установлением прототипа рисунка нимфалид и близких семейств (Шванвич, 1923, 1924; F. Süffert, 1927) и за систематической разработкой эволюции рисунка у ряда соответствующих групп (Шванвич, 1928—1935) последовало изучение морфологии рисунка других семейств Rhopalocera (Шванвич, 1943—1949), а также и Heterocera (K. Henke, 1928—1936; Соколов, 1936, 1947; K. Henke u. G. Kruse, 1941). В наших двух предыдущих статьях (Шванвич, 1953, 1955) предложена схематизация рисунка Heterocera и Microlepidoptera и описан ряд высокоспециализированных рисунков бабочек, принадлежащих к этим группам, а также обсуждена связь этой схематизации со схемами рисунка Rhopalocera. Как уже было указано в первой из этих статей, между схематизацией германских авторов и нашей имеются расхождения частного характера. Но основа той и другой заключается в том, что система рисунка состоит из нескольких соподчиненных систем и что в некоторых системах обнаруживается так называемая симметрия второго порядка — единая полоса или пятно способны подразделяться вдоль на две симметричные половины, которые могут приобретать значительную самостоятельность.

Все вышезатронутые исследования выполнялись посредством основного метода сравнительной анатомии — морфологического анализа, причем в связи с отсутствием данных о физиологическом значении рисунка и пигментов вообще большое значение приобретает исследование индивидуальной изменчивости отдельных частей рисунка. Существо выработанного при этом метода резюмировано в нашей предыдущей статье (Шванвич, 1955). Но, как известно (Шванвич, 1937), установление общего плана рисунка нимфалид и близких семейств повлекло за собой развитие экспериментальных исследований онтогенеза рисунка чешуекрылых (A. Kühn, 1926; K. Henke, 1933; Шванвич, 1951). Примененные при этом различные методы привели к одному общему выводу — различные системы рисунка закладываются в различные периоды жизни куколки, т. е. результаты морфологического анализа взрослых форм получили подтверждение со стороны закономерностей онтогенетического развития.

Наконец, изучение криптических рисунков показало, что их компоненты могут характеризоваться определенными визуальными свойствами — в них было обнаружено явление стереоморфизма, состоящее в том, что специальное распределение оттенков на ровной плоскости крыла дает иллюзию рельефной поверхности — обстоятельство, чрезвычайно повышающее криптический эффект и делающее данную бабочку почти полностью незаметной на фоне ее биотопа.

Данное обстоятельство показывает, что системы и компоненты ри-

[1] Статья написана для IX Международного энтомологического конгресса.

сунка, помимо морфологических и онтогенетических свойств, характеризуются также и некоторыми экологическими особенностями.

Таковы самые общие результаты современных исследований по морфологии рисунка чешуекрылых. Ниже дается морфологический анализ рисунка 21 представителя Rhopalocera, принадлежащих к восьми семействам. Эти анализы показывают, насколько велика изменчивость рисунков Rhopalocera, происходящих тем не менее из общего источника. Переходные формы между примитивными и специализированными рисунками опущены, так как они приводятся в специальных работах.

## I

Схема, или прототип, рисунка чешуекрылых была первоначально установлена автором настоящей статьи для рисунка нимфалид и близких семейств; позже выяснилось, что она осложнена по сравнению со схемами других семейств Rhopalocera. Различия этих схем второстепенны, и потому они могут быть объединены в одну общую схему (рис. *1—1a*). Она слагается из трех краевых полос (Externae — $E^1$, $E^2$, $E^3$), трех раздвоенных дискальных пятен (Discales — $D^1$, $D^2$, $D^3$), системы двух медиальных полос (Mediae — $M^1$, $M^2$), составляющих симметричную пару, и из базальной полосы (Basalis). Промежутки между этими резко очерченными полосами заполнены расплывчатыми умбральными полями (Umbrae), которые пигментированы слабее полос, как правило, не соприкасающихся с ними и — в зависимости от положения — получают дополнительные обозначения, как, например, оцеллярная умбра (*oU*).

Рассмотрим теперь отдельных представителей, изображенных на рис. *3—23*. Семейство Papilionidae отличается от других Rhopalocera тем, что, во-первых, у части его представителей умбры превращаются в полосы, т. е. стриализуются, а кроме того, раздваиваются и заполняются красным цветом, получая наименование красных полос (Rubrae — $R^1$, $R^2$, $R^3$). Во-вторых, полоса $E^3$ также имеет тенденцию к раздвоению, но заполняется синим.

У Parnassius apollo (рис. *3*) имеются довольно слабо выраженные $E^1$ и $E^3$; $E^2$ совсем не выражена. $R^1$ присутствует, но распадается на отрезки, из которых два на заднем крыле превращены в общеизвестные пятна глазчатого типа. На переднем красный цвет $R^1$ не сохранился, хотя он сохраняется, например, у Parnassius delius. $D^1$ и $D^2$ хорошо выражены, остаток $M^1$ сохранился только на заднем крыле. Красное пле на заднем крыле, повидимому, отвечает $R^2$. На переднем крыле Papilio podalirius (рис. *4*) хорошо развиты $E^3$, $R^1$ и $R^3$, но $R^2$ исчезла (хотя сохранена у некоторых подвидов). На заднем крыле к суженной системе $M^1M^2$ приближена $R^1$, правда, имеющая не красный, а оранжевый пигмент. Наиболее замечательно на переднем крыле базипетальное смещение задних частей $R^1$ и $M^1$, которые слились со впереди лежащими $D^1$ и отрезком $R^3$, образовав две комплексные полосы, а на заднем — краевое положение $E^3$, вызванное атрофией периферии крыла вместе с полосой $E^1$.

На переднем крыле Papilio erechteus (рис. *5*) рисунок сильно редуцирован, а на заднем доминируют сильно расширенные $E^1$ и $E^3$, что характерно для многих Papilio типа махаона. Промежуток между $E^1$ и $E^3$ красный.

Переходя к Lycaenidae, надо сказать, что у них очень сильны три тенденции: раздвоение полос, их ячейковая фрагментация и стриализация умбр. Cigaritis cilissa (рис. *6*) лишена умбр, большинство полос распалось на одноячейковые фрагменты, из них многие, благодаря неполному раздвоению, приняли форму колец. Наоборот, у Amblypodia anthore (рис. *7*) большинство промежутков между полосами занято умбрами (на рис. *7a* обозначены точками), которые стриализованы, а по пигментации и ширине не отличаются от настоящих полос. Благодаря смещениям

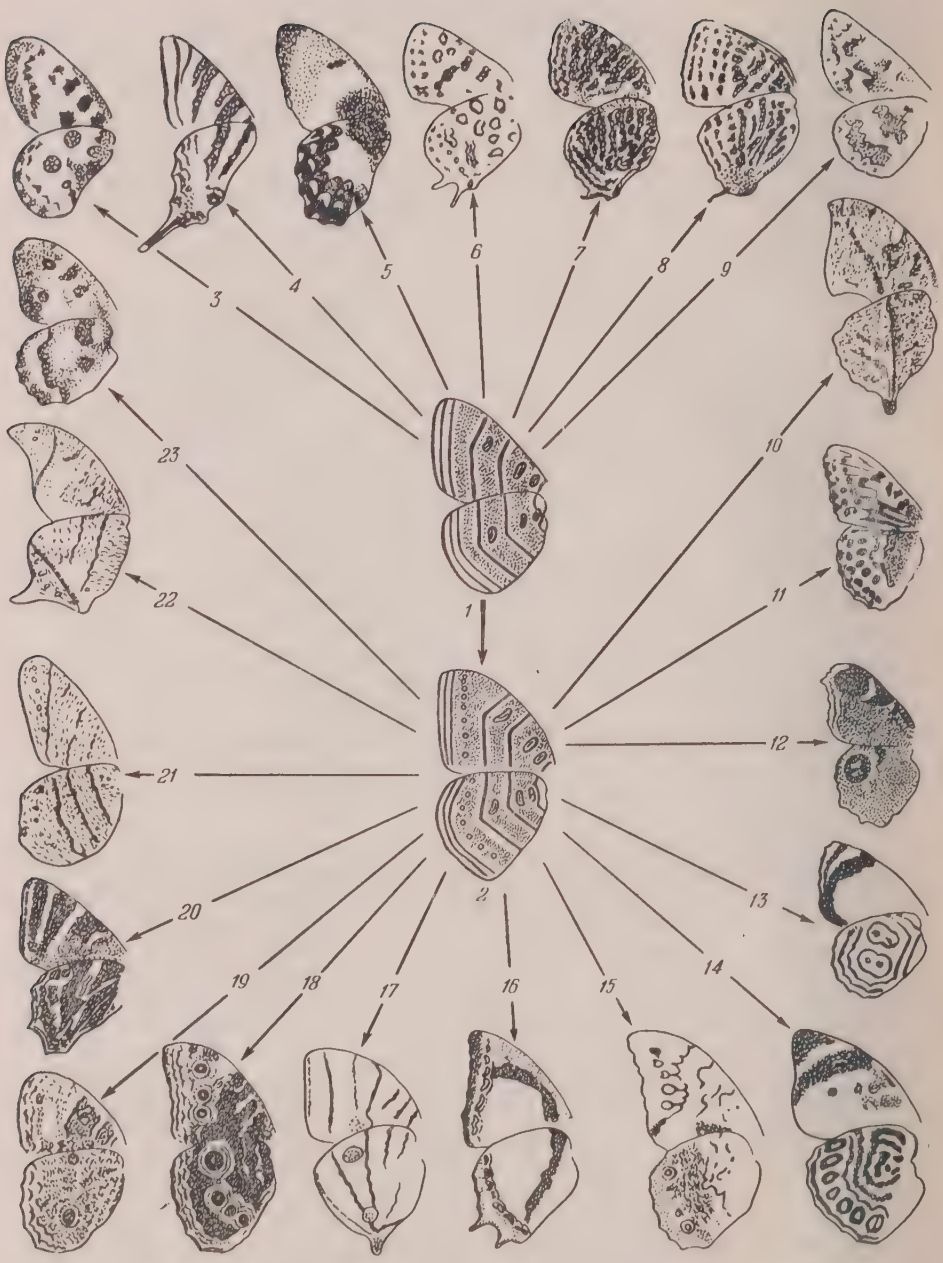



Рис. *1—23*. Изменчивость рисунка крыла у 21 вида Rhopalocera

*1, 1a* — общая схема рисунка крыла Rhopalocera, *2, 2a* — то же для нимфалоидной группы, *3—23* — реальные рисунки, *3a—23a* — соответствующие их морфологическим анализам схемы, в которых Basalis (*B*) и первая и третья Externae ($E^1$, $E^3$) показаны сплошными линиями, вторая Externa ($E^2$) прерванной линией, первая и вторая Medlae ($M^1$, $M^2$) — зубчатыми линиями, справа и слева соответственно, первая и вторая Discalis ($D^1$, $D^2$) и глазчатые пятна (*OC*) — сплошными замкнутыми линиями, тогда как оцеллярная Umbra (*oU*) и Rubrae ($R^1$, $R^2$, $R^3$) показаны точками

Рис. *3—5*. Papilionidae: *3, 3a* — Parnassius apollo L.; *4, 4a* — Papilio podalirius L.; *5, 5a* — P. erechteus Don.

Рис. *6—8*. Lycaenidae: *6, 6a* — Cigaritis cilissa v. maxima Stgr.; *7, 7a* — Amblypodia anthore Hew.; *8, 8a* — Zephyrus saepestriata Hew.

Рис. *9, 9a*. Hesperidae — Hesperia sidae Esp.

Рис. *10—16*. Nymphalidae. *10, 10a* — Vanetes isidora v. strigosa Stgr.; *11, 11a* — Argynnis paphia L.; *12, 12a* — Vanessa io L.; *13, 13a* — Callicore meridionalis Bates; *14, 14a* — Agrias lugens Stgr.; *15, 15a* — Prepona eugenes Bates; *16, 16a* — Charaxes arja Feld.

Рис. *17, 17a*. Amathusiidae — Amathuxidia dilucida Hb.

Рис. *18, 18a*. Morphidae — Morpho narcissus Stgr.

Рис. *19, 19a*. Brassolidae — Opoptera acadina Latr.

Рис. *20—23*. Satyridae: *20, 20a* — Lethe argentata Leech.; *21, 21a* — Pierella hyceta Hew.; *22, 22a* — Caerois chorinaeus F.; *23, 23a* — Satyrus briseis L.

Рис. 20 — по Б. Н. Шванвичу и Г. Н. Соколову, прочие — по Б. Н. Шванвичу

некоторых отрезков полос и умбр на крыле образуются комплексные полосы, состав которых ясен из схемы рис. *7а*. Если у Amblypodia фрагментация довольно слаба, то у Zephyrus saepestriata (рис. *8*) эта тенденция, соединенная со стриализацией умбр, приводит к тому, что число отдельных пятен на обоих крыльях достигает 92.

Для семейства Hesperidae характерны две особенности: базифугальное смещение передней части $M^1$ на переднем крыле и «альбинизация» системы $M^1M^2$ на заднем. Последнее явление состоит в том, что промежуток между $M^1$ и $M^2$ становится или чистобелым или во всяком случае более светлым, чем прилегающие умбры. То и другое прекрасно выражено у Hesperia sidae (рис. *9*). Кроме того, для данного рода характерно сильное базипетальное смещение $E^3$, $M^1$ и $M^2$ в передней ячейке заднего крыла.

Семейство Satyridae, Brassolidae, Morphidae, Amathusiidae и Nymphalidae объединяются так называемой нимфалоидной схемой (рис. *2, 29*), которая отличается от вышеприведенной общей присутствием глазчатых пятен, по одному в каждой краевой ячейке. Из Satyridae остановимся сначала на Satyrus briseis (рис. *23*). Для него характерно исчезновение $E^2$ и большинства глазчатых пятен, отсутствие задних отрезков $M^1$ и $M^2$ на переднем крыле и разрыв системы $M^1M^2$ на две части — на заднем. У Caerois chorinaeus (рис. *22*) $M^1$ смещена базифугально, а постдискальные отрезки $M^2$ сдвинулись базипетально на обоих крыльях и слились с $D^2$, образовав, таким образом, комплексные полосы. Это смещение описано под названием пиереллизации (Шванвич, 1925). Система полос $E$ рудиментарна — вероятно, в связи с атрофией краевой зоны крыльев. Все три модификации одинаковы на обеих парах крыльев. У Pierella hyceta (рис. *21*) на переднем крыле пиереллизована не только $M^2$, но также и $M^1$, задний отрезок которой соединяется со стационарным дискальным отрезком $M^2$, и, таким образом, на переднем крыле образуются две комплексные полосы. Однако, в отличие от Caerois, на заднем крыле пиереллизация не возникает ни в одной из полос. У Lethe argentata (рис. *20*) почти все глазчатые пятна уменьшаются, а окружающие их умбральные образования сливаются друг с другом, с самими пятнами и с полосой $E^3$ на переднем крыле и с ее отдельными отрезками на заднем. Система $M^1M^2$ заднего крыла разорвана на две части наподобие таковой у Satyrus briseis и альбинизирована — как у Hesperia sidae. Характерна прямолинейность многих полос, придающих рисунку «подалироидный» характер.

У Oroptera acadina (Brassolidae, рис. *19*) наиболее замечательно то, что от полосы $M^2$ базифугально отпочковался большой фрагмент ($M^2b$), который замкнулся в виде кольца и лежит в промежутке между $M^1$ и $M^2$,— явление, общее для всего семейства. Можно также отметить базипетальное смещение глазчатых пятен на заднем крыле и сильное развитие «струек».

Рисунок Morphidae довольно примитивен. В отличие от предыдущих форм, у Morpho narcissus (рис. *18*) представлены почти все главные компоненты схемы. Сильно развиты умбры, особенно заднего крыла, а глазчатые пятна очень велики и как бы давят на соседние компоненты, изменяя их форму, но не соприкасаясь с ними.

У Amathuxidia dilucida (Amathusiidae) (рис. *17*) умбры развиты слабо, но большинство полос сохранилось и приняло прямолинейный ход. Замечательной особенностью является «наложение» заднего глазчатого пятна на $E^3$, которая как бы просвечивает сквозь него.

Из громадного семейства Nymphalidae мы рассмотрим пять представителей. У Charaxes arja (рис. *16*) промежуток между $oU$ и $M^1$, узкий в прототипе (рис. *2*), чрезвычайно расширился и далеко оттеснил систему $M^1$ $M^2$ базипетально, а $oU$ и глазчатые пятна — базифугально. $M^1$ подверглась особенно сильным растяжениям, ее передний конец слился с $oU$. Глазчатые пятна стали почковидными, зона полос $E$ не изучена.

Prepona eugenes (рис. *15*) обнаруживает два замечательных явления. От полосы $E^3$ переднего крыла базифугально отпочковывается серия колец, тогда как материнская полоса сместилась базипетально. На заднем крыле $E^3$ также сместилась базипетально, но глазчатые пятна остались на местах и, пройдя сквозь эту полосу, оказались снаружи от нее, т. е. два компонента обменялись местами (трансгрессия компонентов).

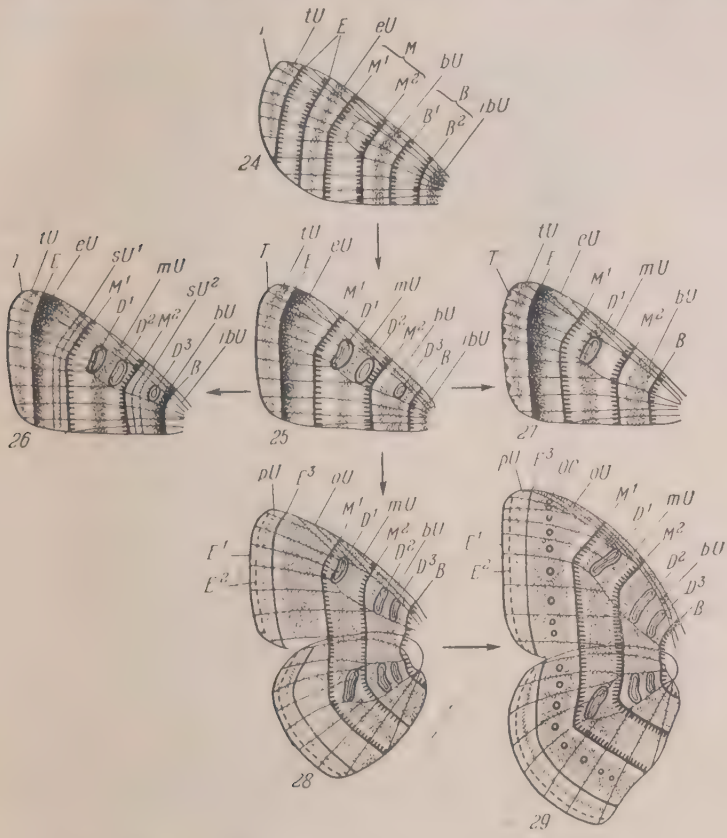



Рис. 24—29. Связь различных схем рисунка Lepidoptera

*24* — трехчленная схема Heterocera и части Microlepidoptera; *25* — то же, первая медиодискальная; *26* — то же, вторая медиодискальная; *27* — то же, сокращенная; *28* — общая схема Rhopalocera; *29* — то же, нимфалоидных семейств Rhopalocera

Обозначения (кроме указанных для рис. *1*—*2*): $B^1$, $B^2$ — первое и второе Basalis, *bU* — базальная Umbra, $D^3$ — третье Discalis, *E* — Externa, *eU* — экстернальная умбра, *ibU* — инфрабазальная Umbra, *M* — медиальная система, *mU* — медиальная Umbra, $M^1b$ — базальная часть $M^1$, *pU* — периферическая Umbra (данный компонент не введен на рис. *1*, *2* и *1a*, *2a*, чтобы не осложнять их, ввиду их малого размера и значительной редкости самого компонента), $sU^1$, $sU^2$ — первая и вторая добавочные Umbrae, *tU* — терминальная Umbra, *T* — Terminalis

На заднем крыле у близко родственной ей Agrias lugens (рис. *14*) то же самое выражено резче, благодаря более сильному развитию как глазчатых пятен, так и полос $E^2$ и $E^3$, и самый процесс продвинулся дальше. Вся полная цепь глазчатых пятен проходит между этими сильно выраженными полосами. Кроме того, на заднем крыле Agrias образовалось несколько комплексов, задний отрезок $M^1$ лежит на продолжении *oU*, а задний отрезок $M^2$ — на продолжении $M^1$; существенны также частичный обмен местами между разделенным на две половины пятном $D^2$ и дискальным участком полосы $M^2$ и два слияния передних отрезков $M^2$ с полосой $M^1$. Рисунок переднего крыла в значительной степени редуцирован.

Сходная редукция на переднем крыле имеет место у Callicore meridionalis (рис. *13*). На ее заднем крыле средина системы $M^1M^2$ оттеснена базипетально, напоминая этим Charaxes arja. Но от полосы $M^1$ отпочковался участок, который, оставшись на месте, окружает пятно $D^1$ и вдобавок слит с кольцом умбрального происхождения, окружающим переднее глазчатое пятно. Образовавшийся своеобразный комплекс похож на слившиеся умбральные кольца двух задних глазчатых пятен.

На переднем крыле Vanessa io (рис. *12*) имеется глазоподобный компонент, который, однако, состоит из передних частей $E^3$, $oU$ и $M^1$ причем $M^1$ слита с $D^1$ и $M^2$, тогда как сами глазчатые пятна рудиментарны. Наоборот, на заднем крыле два настоящих глазчатых пятна увеличены и слились вместе.

У Argynnis paphia (рис. *11*) $E^2$ и $E^3$ разделились на ячейковые фрагменты, сходные с утерявшими зрачки глазчатыми пятнами, присутствующими в рисунке. Характерно, что фрагменты $E^3$ лежат, как и обычно, между жилками, а фрагменты $E^2$ — на жилках, что указывает на существенное различие между этими внешне сходными полосами. Сильная фрагментация полос не влияет на весьма полное осуществление схемы у Argynnis.

Наконец, листоподобный рисунок Zaretes isidora (рис. *10*) замечателен своим «срединным нервом листа», в состав которого вошли $E^3$, $oU$, $M^1$ — на переднем крыле и $M^1$, $D^1$, $oU$ и частично $E^3$ — на заднем. Прочие участки этих полос образуют подобие боковых нервов, а между $oU$ и $M^1$ переднего крыла образовались прозрачные «окошечки».

## II

Рассмотренные выше примеры составляют малую часть анализированных рисунков. Так, из более чем двадцати описанных рисунков Lycaenidae взято три, в семействе Satyridae описано более ста, а выбрано для настоящей статьи четыре и т. д. Но и эти примеры показывают, что изменчивость отдельных компонентов рисунка Rhopalocera чрезвычайно велика и что у них это приводит к видоизменениям схем рисунка до полной неузнаваемости. Существенно, что различия между отдельными реальными рисунками не меньше, чем различия между каждым из них и схемой. Что общего, например, между рисунками Cigaritis (*6*) и Pierella (*21*), между Charaxes (*16*) и Callicore (*13*) и т. д.? Между тем все они, как мы видели, происходят из одной и той же схемы. Рассмотренные выше рисунки принадлежат представителям восьми семейств. Рисунки Pieridae, Danaidae и Erycinidae, как показывает их предварительное изучение, подчинены той же схеме, чем исчерпывается весь состав семейств Rhopalocera.

Как уже нами указывалось (Шванвич, 1953), соотношение схемы Rhopalocera (рис. *28*) с первой медиодискальной схемой Heterocera (рис. *25*) сводится к тому, что в первой из них по краю крыла проходят три полосы ($E^1$, $E^2$, $E^3$), а второе дискальное пятно ($D^2$) лежит проксимально от медиальной системы ($M^1M^2$), тогда как у Heterocera краевая зона рисунка состоит из двух полос ($T$, $E$) и пятно $D^2$ находится внутри медиальной системы. По Форбсу (W. T. M. Forbes, 1941), это связано с локализацией пятна $D^2$ на разветвлениях медиальной жилки. В остальном существенных различий нет, и потому схему Rhopalocera позволительно связать с упомянутой схемой Heterocera. С другой стороны, несомненно, что глазчатые пятна нимфалоидного типа (рис. *29*, *OC*) являются новообразованием, и потому лишенную этих компонентов схему рисунка голубянок, толстоголовок и папилионид нужно считать за основную для Rhopalocera. В то же время было показано (Шванвич, 1953), что для Heterocera и высших Microlepidoptera удобно принимать наличие еще трех схем. Соотношение этих конструкций показано на рис. *24—29*. Наиболее примитивна трехчленная схема (рис. *24*), состоящая из трех одинаковых симметричных компонентов ($E$, $M$, $B$) и умбр между ними. От нее происходит первая медиодискальная схема (рис. *25*), которая характеризуется

утратой симметричной структуры в системе $E$, усиленным развитием медиальной системы ($M^1M^2$), появлением трех пятен дискальной системы ($D^1$, $D^2$, $D^3$) и некоторым ослаблением базальной системы ($B$). Эта схема дает начало двум схемам Heterocera — второй медиодискальной (рис. *26*), в которой появляются две раздвоенные добавочные умбральные полосы ($sU^1$, $sU^2$), составляющие симметричную пару, и сокращенной медиодискальной (рис. *27*), которая имеет чисто техническое значение и сохраняет лишь первое из трех дискальных пятен в связи с тем, что остальные вообще редки. Только у совок второе из них обычно. Наконец, с этой же первой медиодискальной схемой Heterocera мы связываем общую схему Rhopalocera (рис. *28*), которая тоже, конечно, является медиодискальной (о ее отличиях уже сказано), а с нею — схему нимфалоидных семейств (рис. *29*), отличающуюся присутствием серии глазчатых пятен. Таким образом, можно объединить большинство главных групп чешуекрылых, за исключением, повидимому, тинеоидного комплекса и семейства Micropterygidae, которые еще недостаточно изучены.

## Выводы

1. Метод морфологического анализа рисунка Rhopalocera, подтвержденный позже результатами изучения онтогенеза рисунка и явлений криптизма, позволил связать с предложенной автором схемой (Шванвич, 1923, 1924, 1945) большое количество высокоспециализированных рисунков бабочек, принадлежащих к восьми крупным семействам группы.

2. Поскольку предварительное изучение остальных трех семейств показало их связь с той же схематизацией, можно считать последнюю за основу рисунка всей группы Rhopalocera.

3. Чтобы показать степень изменчивости рисунка Rhopalocera, из многих десятков изученных форм выбран 21 пример форм, относящихся к упомянутым восьми семействам. Для каждого рисунка дана схема с условными графическими обозначениями.

4. Схема рисунка Rhopalocera связана с ранее установленной автором первой медиодискальной схемой Heterocera, несколько отличаясь от нее строением краевой зоны и экстрамедиальным положением второго дискального пятна.

5. Таким образом, рисунки большинства главных групп Lepidoptera объединяются при помощи предлагаемой схематизации.

### Литература

Соколов Г. Н., 1936. Die Evolution der Zeichnung der Arctiidae, Zool. Jb. Anat. Ont., 61.—1947 Эволюция рисунка у коконопрядов (Lepidoptera, Lasiocampidae), Изв. АН СССР (биол.), 1.

Шванвич Б. Н., 1923. Наблюдения над морфологией рисунка Rhopalocera, Тр. I съезда зоол., анат., гистол., Л. — 1923a. Эволюция рисунка крыльев в семействе Nymphalidae, там же. — 1924. On the ground plan of wingpattern in Nymphalids and certain other families of the Rhopalocerous Lepidoptera, Proc. Zool. Soc. London. — 1925. On a Remarkable Dislocation of the Components of the wing-pattern in the Satyrid Genus Pierella, Entomol., 58. — 1927. Эволюция рисунка крыльев у палеарктических Satyridae, Тр. 2 съезда зоол., анат., гистол., М.—1927a. Некоторые особые модификации рисунка крыльев у Rhopalocera, там же. — 1927б. Новые данные по окраске насекомых, Тр. 3 съезда зоол., анат., гистол., Л. — 1928. Studies upon the wing-pattern of Pierella and related Genera of South American Satyridan Butterflies, Zschr. Morphol. Oekol. Tiere, 10. — 1929. Evolution of the wing-pattern in Palearctic Satyridae, I, ibidem, 13. — 1930. Studies upon the wing-pattern of Catagramma Group of South American Nymphalid Butterflies, Trans. Zool. Soc., London, 21. — 1930a. Studies upon the wing-pattern of Prepona and Agrias, two Genera of South American Nymphalid Butterflies, Acta Zool., II. — 1931. Эволюция рисунка крыльев у бабочек по новым исследованиям, Природа, № 4. — 1931a. Evolution of the wing-pattern in Palaearctic Satyridae, II Zschr. Morphol. Oekol. Tiere, 21. — 1935. Idem, Acta Zool., 16. — 1935a. Superposition of Stripes in a species of Amathusiid Butterflies, Entomol., 68. — 1937. Новейшие экспериментальные исследования

рисунка бабочек и их морфологические основы. Усп. совр. биол., 6, вып. 2.—1940. О замечательной имитации сухого листа у бабочек из рода Zaretes, Зоол. журн., т. XIX, вып. 1.—1943. Wing-pattern in Papilionid Lepidoptera, Entomol., 76.—1945. Об основном плане рисунка крыла Lepidoptera, Зоол. журн., т. XXIV, вып. 2.—1945a. Wing-pattern in Lycaenid Lepidoptera, Proc. Roy. Ent. Soc. London, 20. — 1948. О рисунке крыла бабочек толстоголовок (Hesperidae), ДАН СССР, т. 59, № 4. — 1949. Морфология рисунка крыла у палеарктических Lycaenidae и ее использование в систематике, Энтомол. обозр., 30.—1949a. Курс общей энтомологии, Изд-во «Сов. наука», М.—Л. — 1951. Опыты над локализацией рисунка крыла у чешуекрылых (Lepidoptera), Энтом. обозр. 31, 3—4. — 1952. О рисунке крыла у палеарктических Hesperidae и некоторых Argynnis (Lepidoptera), Энтомол. обозр., 32.—1953. О рисунке чешуекрылых, преимущественно Heterocera, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 5. — 1955. Об изменчивости рисунка у чешуекрылых, преимущественно Heterocera, там же, т. XXXIV, вып. 6.

Шванвич Б. Н. и Соколов Г. Н.. 1934. On the wing-pattern of the Genus Lethe (Lepidoptera, Satyridae), Acta Zool., 15.

Forbes W. T. M., 1941. Line Elements in Butterfly Patterns (Lepidoptera, Nymphalidae), Entomol. News, 52.

Henke K., 1928. Über die Variabilität des Flügelmusters bei Larentia sordidata F. und einigen anderen Schmetterlingen, Zschr. Morphol. Oekol. Tiere, 12. — 1933. Zur vergleichenden Morphologie des zentralen Symmetriesystems auf dem Schmetterlingsflügel, Biol. Ztrbl., 53.—1936. Versuch einer vergleichenden Morphologie des Flügelmusters der Saturniden, Nova Acta Leop., 4.

Henke K. u. Kruse G., 1941. Über Feldgliederungsmuster bei Geometriden und der Musterbauplan der Schmetterlinge im Allgemeinen, Nachr. Akad. Wiss. Göttingen, Math.-Phys. Kl., 3.

Kühn A., 1926. Über die Änderung des Zeichnungsmusters von Schmetterlingen durch Temperaturreize und das Grundschema der Nymphalidenzeichnung, Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Biol., 2 (9).

Kühn A. u. Engelhardt M., 1933 Über die Determination des Symmetriesystems auf dem Vorderflügel von Ephestia kühniella Zeller, Roux' Arch. Entw., 130.

Süffert F., 1927. Zur vergleichenden Analyse der Schmetterlingszeichnung, Biol. Ztrbl., 47. — 1929. Morphologische Erscheinungen in der Flügelzeichnung der Schmetterlinge, insbesondere die Querbindenzeichnung, Roux' Arch. Entw., 120.

Zalessky G., 1946. Sur un repésentant d'un nouveau ordre des Hemiodonates de Permien de l'Oural. Bull. soc. nat. Moscou, S. biologique, T. LI (4—5).

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXV 1956 ВЫП. 7

# О РАСПРЕДЕЛЕНИИ ЯЙЦЕКЛАДОК НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА (PORTHETRIA DISPAR L.) ПО ТЕРРИТОРИИ ГОРНОГО АЛТАЯ

В. И. БЕНКЕВИЧ

Орехово-Зуевский педагогический институт

Непарный шелкопряд в условиях Алтая, как и почти на всей обширной территории своего распространения, является одним из самых опасных вредителей лиственных древесных пород.

Нами была поставлена задача — выявить те участки горной местности, где происходит систематическая концентрация огромного количества яйцекладок. Это даст возможность проводить мероприятия по своевременному уничтожению яйцекладок вредителя в местах их массовых скоплений.

Материал собран в условиях прителецкой части горного Алтая (район Алтайского государственного заповедника), а также в Усть-Канском аймаке Горно-Алтайской области и частично в окрестностях города Барнаула.

В условиях горного Алтая яйцекладки непарного шелкопряда встречаются на склонах и террасах широких долин с обилием солнечного света и тепла. Противоположные склоны хребтов, образующих долины, вовсе не заселены кладками вредителя. Так, например, в долине Телецкого оз. в районе Чулюш средняя зараженность примерно выражается в 112 кладках на 1 га; в районе Беле — 191 кладка, в районе Кырсай, на склонах гор в долине р. Чулышмана, — 221 кладка, в районе Балыхча — 378 кладок, в районе р. Башкауса — 617 кладок; на противоположных склонах горных хребтов кладки не были обнаружены.

Склоны разной экспозиции, спускающиеся в широкие долины, заражены кладками в весьма различной степени. Так, например, в районе Чулюш восточный солнечный склон имеет среднюю заселенность — примерно 212 кладок на 1 га, в то время как на противоположном (западном) склоне найдено только 11 кладок на 1 га, в районе Беле соответствующие показатели равнялись 364 и 17 кладкам; в районе Кырсай — 425 и 17 кладкам; в районе Балыхча — 729 и 28 кладкам; в районе р. Башкауса — 1195 и 39 кладкам.

Следовательно, наиболее интенсивно заселены склоны южной, юго-восточной и восточной экспозиции (212—1195 кладок на 1 га). Противоположные склоны — северной, северо-западной и западной экспозиции — заражены очень слабо (11—39 кладок на 1 га).

Сильно заселенные склоны, спускающиеся в широкие долины, имея южную, восточную и юго-восточную экспозицию, всегда более или менее сильно остепнены. Менее остепненные участки (Чулюш, Беле) слабее заселяются яйцекладками. Наоборот, сильно остепненные склоны (Балыхча, Башкаус) заселяются яйцекладками наиболее интенсивно.

Все эти, в разной степени остепненные, склоны имеют очень редкую древесную растительность (от 10 до 100 стволов на 1 га), состоящую из березы, пихты, сосны, лиственницы и иногда (Усть-Кан) ели (Betula verrucosa Ehrh., Abies sibirica Korsh., Pinus sibirica Mayr, P. silvestris L., Larix sibirica Ldb., Picea obovata Lbd. В травостое встречаются ковыли

и другие представители степной растительности: Stipa Joannis Cel., S. sibirica Lam., Koeleria Pers., Artemisia sarcorum Ldb., Medicago falcata Ldb., Poa attenuata Trin., Carex supina Willd.

Помимо таких остепененных склонов, спускающихся в широкие долины, с большим количеством солнечного света и тепла, сильно заселяются яйцекладками также участки леса, произрастающего на отлогих прирусловых террасах (например, в окрестностях Атушту и Усть-Кана). Здесь зараженные участки леса напоминают собой парковые и лесопарковые насаждения. Это редкий лес с невысокими и негустыми подлеском и травостоем лесо-лугового типа. Такие леса обычно встречаются на прирусловой террасе и загорожены с юга, востока и юго-востока горными хребтами; другими словами, они прилегают к северным, западным и северо-западным склонам. По всем своим признакам эти и подобные им участки леса, не будучи загороженными горными хребтами, должны были бы быть самыми благоприятными местами для откладки яиц. Однако, повидимому, существование подобных лесов возможно лишь при наличии хребтов, расположенных южнее, восточнее или юго-восточнее их. Среднее количество яйцекладок на 1 га колеблется в таких лесах (по даным 1941—1943 гг.) от 381 (для Усть-Кана) до 442 (для Атушту).

Таким образом, в условиях горного Алтая непарный шелкопряд откладывает яйца на остепененных южных, восточных и юго-восточных склонах, занятых очень редкими насаждениями, а также в лесах типа парков, примыкающих к склонам северной, северо-западной и западной экспозиции.

Во всех перечисленных биотопах мы наблюдаем постепенный переход от способа откладки яиц, характерного для среднерусского непарного шелкопряда, к способу откладки, описанному Г. Я. Бей-Биенко (1924) для непарного шелкопряда из окрестностей Усть-Каменогорска.

Так, в окрестностях Усть-Кана заселенность юго-восточного, лишенного растительности, склона характеризовалась тем, что 98,2% яйцекладок располагалось на голых скалах и в их трещинах; южный склон в районе Балыхча имел 71% яйцекладок, расположенных в скалах и трещинах; южный склон в районе Кырсай — 69,2%; юго-восточный склон в районе Башкаус — 63%; восточный склон в районе Чулюш — 34,3%; восточный склон в районе Беле — 34,1%.

Наибольший процент яиц, отложенных на деревьях, наблюдается в лесах прирусловой террасы. Так, в окрестностях Атушту на древесных стволах отложено 96% яйцекладок; в районе Усть-Кана — 90,8%; в районе Чулюш — 43,2%; в районе Беле — 33,3%, в районе Кырсай — 24,1%; в районе Балыхча — 23,8%.

Приведенный материал показывает, что большее число кладок отложено на скалах и в трещинах в тех районах, где более резко выражено остепнение и произрастает меньше подходящих для заселения древесных пород (Кырсай, Балыхча, Башкаус). Наоборот, меньше кладок на скалах и в их трещинах там, где стволов, подходящих для заселения кладками, произрастает больше (Беле, Чулюш).

Это происходит вследствие того, что самки в период откладки яиц прежде всего занимают древесные стволы; не находя достаточного их количества, самки начинают откладывать яйца на скалах южных, восточных и юго-восточных направлений.

Наглядной иллюстрацией сказанного может служить миграция бабочек через р. Чарыш (район Усть-Кана) на склон противоположного берега. Около 40% бабочек отложило яйца в лесном массиве прирусловой террасы. По мере нового отрождения бабочек, когда мест для откладки на стволах стало уже недостаточно, самки начали перелетать через реку на противоположный остепненный склон.

Если р. Чарыш, протекающая между лесом и остепненным склоном,

освещенным солнцем, не явилась преградой для подобного рода миграций (так как она узка), то в районе Атушту дело обстояло иначе. Лес, прилегающий к горному хребту с севера, отделен естественной преградой от противоположного южного, освещенного солнцем склона в районе Балыхча. Естественной преградой является здесь р. Чулышман, через которую бабочки могут перелетать только при сильном попутном ветре. Поэтому отродившиеся здесь самки откладывают яйца тут же в лесу или гибнут в водах Чулышмана. Только как исключение можно встретить самку, перелетевшую через Чулышман. На прилегающем же к лесу хребте, обращенном своим склоном к северу, отложено всего около 2% яйцекладок (98% было отложено в лесу, расположенном у подошвы склона).

Характер распределения яйцекладок в пределах сильно зараженной территории иллюстрируется таблицей. Как в Барнауле, так и на солнечных склонах широких долин горного Алтая яйца откладываются на высоте 12—14 см от поверхности земли, причем наибольшее их количество располагается на южных, восточных и юго-восточных сторонах стволов, произрастающих на южных, восточных и юго-восточных опушках тех участков, которые расположены в южной, восточной и юго-восточной частях насаждений (см. таблицу). Сказанное касается распределения кладок не только на стволах, но также и на склонах и в их трещинах. Иная картина наблюдается в лесах, произрастающих на прирусловых террасах (Усть-Кан, Атушту). Здесь горные хребты, закрывающие лес с юга, способствуют сильному изменению в первую очередь абиотических условий в период лёта бабочек. Это приводит к тому, что теплолюбивые и светолюбивые самки непарного шелкопряда находят более благоприятные условия на северных опушках северных участков с северной стороны стволов.

**Характер распределения яйцекладок непарного шелкопряда в лесных массивах Алтая**

| № п/п | Место исследования | Участки | | | | Опушки южных и восточных участков | | | | Стороны стволов на южных и восточных опушках | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | С | Ю | В | З | С | Ю | В | З | С | Ю | В | З |
| | | Количество кладок, приходящееся в среднем на 1 дерево | | | | | | | | | | | |
| 1 | Барнаул | 0,47 | 1,2 | 1,1 | 0,09 | 0,61 | 2,5 | 1,7 | 0,12 | 1,13 | 3,1 | 3,8 | 0,27 |
| 2 | Усть-Кан | 0,6 | 0,11 | 0,9 | 0,03 | 1,4 | 0,2 | 1,4 | 0,04 | 1,5 | 0,3 | 1,7 | 0,09 |
| 3 | Беле | 0,91 | 2,1 | 1,45 | 0,45 | 0,91 | 2,8 | 1,97 | 0,095 | 1,4 | 2,7 | 3,2 | 0,7 |
| 4 | Чулюш | 0,6 | 1,6 | 1,3 | 1,0 | 0,7 | 2,81 | 2,39 | 0,5 | 0,8 | 6,1 | 4,02 | 0,6 |
| 5 | Кырсай | 0,92 | 2,3 | 1,9 | 0,6 | 0,7 | 4,7 | 4,11 | 0,6 | 1,0 | 8,2 | 8,0 | 0,8 |
| 6 | Балыхча | 0,97 | 2,5 | 1,93 | 0,4 | 0,6 | 4,32 | 4,24 | 0,6 | 1,9 | 8,2 | 4,5 | 1,01 |
| 7 | Башкаус | 0,98 | 2,8 | 2,6 | 0,53 | 0,72 | 5,13 | 4,72 | 0,49 | 2,2 | 8,7 | 8,4 | 1,3 |
| 8 | Атушту | 0,4 | 0,09 | 0,3 | 0,01 | 0,9 | 0,59 | 1,2 | 0,01 | 0,9 | 0,7 | 1,08 | 0,2 |

Следовательно, кладок больше на стволах, на скалах и в их трещинах, а также на других субстратах в тех местах, которые позволяют откладывающей яйца самке иметь надежную защиту от холодных, резких и сильных северных ветров и обеспечивают наибольший прогрев солнечными лучами, препятствуя избыточному увлажнению. Сказанное позволяет заключить, что самка в поисках оптимального микроклимата откладывает яйца в весьма различных местах. Если в районе Рудзерских рудников в 1923 г. (Бей-Биенко, 1924) самка находила подходящий микроклимат на безлесных скалах, то в условиях Горно-Алтайской области в 1941—1943 гг. самка находила его не только на безлесных скалах, но и на древесных породах.

## Выводы

1. В целях прогноза появления вредителя и изыскания средств рациональной борьбы с ним в условиях горного Алтая необходим постоянный надзор за состоянием вредителя на участках, являющихся наиболее благоприятными для откладки яиц.

2. Сильнее всего заселены кладками южные, восточные и юго-восточные солнечные склоны, спускающиеся в широкие остепненные долины. Эти склоны имеют негустую древесную растительность в виде разбросанных групп и отдельных деревьев.

3. Вследствие малого количества деревьев большая часть популяции самок откладывает яйца на скалах и в их трещинах.

4. Несколько слабее заселяются участки леса, напоминающие парковые насаждения и примыкающие к северным, северо-западным и западным склонам. Здесь яйца откладываются исключительно на прикомлевой части стволов, направленных в сторону освещенного солнцем пространства (север, северо-запад). То же касается и зараженности сторон стволов различных направлений.

5. Поэтому в целях прогноза и борьбы необходимо в первую очередь обследовать остепненные солнечные склоны, спускающиеся в широкие долины, а также участки леса типа парковых насаждений, прилегающие к северным, северо-западным и западным склонам.

### Литература

Бей-Биенко Г. Я., 1924. К биологии непарного шелкопряда на Алтае, Тр. Омск. с.-х. академии, т. III.

Бенкевич В. И., 1950. Экология непарного шелкопряда (автореф. дисс.), М. — 1952. Выявление частей лесного массива, наиболее подверженных заселению яйцекладками непарного шелкопряда, Лес и степи, № 11. — 1955. Выявление наиболее зараженных частей древесных стволов, опушек и участков древостоя яйцекладками непарного шелкопряда. Уч. зап. Орехово-Зуевск. пед. ин-та, т. I, М.

Кулагин Н. М., 1896. Непарный шелкопряд, изд. Моск. музея прикладн. знаний, М.—1898. То же, изд. 2-е, Владимир.

Пятницкий Г., 1935. Факторы, способствующие и ограничивающие массовые вспышки непарного шелкопряда в Крыму, Вопросы экол. и биоценол., II.

Шугуров А. М., 1907. Этюды по экологии непарного шелкопряда в русских лесах, Лесн. журн., № 8.

Щербаков Ф. С., 1919. Заметка о непарном шелкопряде, Тр. естеств.-истор. музея Таврическ. губернск. земства, III, Симферополь.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXXV 1956 ВЫП. 7

# НОВЫЕ ДАННЫЕ О ЗАПАДНОКАМЧАТСКОЙ СИМЕ

Р. С. СЕМКО

Камчатское отделение ТИНРО

Среди тихоокеанских лососей сима (Oncorhynchus masu Brevoort) — наиболее тепловодный вид — обладает наименьшей численностью. Промысловый улов симы на советском Дальнем Востоке не превышает 8—10 тыс. ц в год.

До недавнего времени считали (Линдберг и Солдатов, 1930; Таранец, 1937; Шмидт, 1948), что ареал симы простирается от берегов Северной Кореи до устья р. Амура. Позднее указывали (Семко, 1939; Берг, 1948) на обнаружение отдельных экземпляров симы у западного побережья Камчатки в районе рек Большой и Кихчика. Имеются, кроме того, сообщения (Андрияшев, 1939; Полутов, 1954) о нахождении симы на восточном побережье Камчатки. В последние годы наши сведения о западнокамчатской симе расширились. Полученные о ней новые данные освещаются в настоящей статье.

## Биологическая характеристика

На западном побережье Камчатки перед сезоном хода основных видов промысловых лососей в морские ставные неводы вместе с сельдью и другими рыбами в небольшом количестве попадает лосось, по величине тела сходный с горбушей. Среди рыбаков этот лосось получил название каюрки. Его случайные уловы обычно не регистрируются промысловой статистикой. На всем побережье они составляют едва ли больше 200—300 ц. Обследование каюрок, проведенное автором настоящего сообщения в районе устьев рек Крутогоровой и Колпаковой в 1942 г., а затем в р. Утке в 1954 г., показало, что эти рыбы являются симой.

Ход западнокамчатской симы в районах устьев рек начинается около 15 июня и продолжается до 10—15 июля с наибольшим усилением в первой пятидневке июля. Сима из уловов морских ставных неводов обладает чистой серебристой окраской. На спине, в особенности у основания спинного плавника, имеются небольшие, плохо заметные темные пятнышки. По форме хвостового стебля, сравнительно широкого и укороченного, и строению хвостового плавника сима наиболее сходна с кижучем. Однако серебристые полоски на лучах хвостового плавника у свежепойманных рыб менее интенсивны, чем у кижуча, и похожи на наблюдаемые у кеты. Самцы симы в начальной стадии развития брачного наряда более острорылы, чем кижуч и кета в той же стадии. Во время хода симы в 1942 г. температура морской воды в предустьевом пространстве колебалась от 7,1 до 12,0° (в среднем 9,7°). В 1954 г. сима шла в нижнем течении р. Утки при температуре воды, колебавшейся от 8,0 до 11,0° (в среднем — 9,3°). В уловах симы заметно преобладали самки (60—70%). Возрастные группы, обнаруженные среди обследованных рыб, показаны в табл. 1.

Годичные кольца на чешуе симы выражены недостаточно отчетливо,

в особенности на ее периферической части. Это затрудняло определение возраста рыб.

Сима созревает для нереста в основном на 4-м, частью на 5-м и еще реже — на 3-м году жизни. Как отчетливо показывает структура чешуи, все обследованные нами рыбы провели в реке до ската в море не менее одного полного года.

Таблица 1

**Возрастной состав симы**

| Водоемы | Возрастные группы | | | | Всего |
|---|---|---|---|---|---|
| | $2_1+$* | $3_1+$ | $3_2+$ | $4_2+$ | |
| | Число экз. | | | | |
| Р. Колпакова | 4 | 12 | — | 4 | 20 |
| Р. Утка | — | 16 | 2 | 6 | 24 |

* Индекс обозначает число лет, проведенных рыбой в пресных водах до ската в море.

Длина тела и вес обследованных рыб приводятся в табл. 2. По экземплярам, добытым в районе р. Колпаковой, длина тела симы составляла в среднем 44,0 см, а вес — 1300 г, в районе р. Утки — 46,2 см и 1480 г. Соответственные показатели для р. Амура составляют 55,6 см и 2300 г. а для р. Тумнин — 61,7 см и 4750 г. По мере продвижения к северной границе ареала вида средние размеры тела взрослой симы значительно уменьшаются, а продолжительность жизни основной массы рыб увеличивается.

Таблица 2

**Длина тела (в сантиметрах) и вес (в граммах) симы по возрастным группам**

| Водоемы | Возрастные группы | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | $2_1+$ | | $3_1+$ | | $3_2+$ | | $4_2+$ | |
| | Длина | Вес | Длина | Вес | Длина | Вес | Длина | Вес |
| Р. Колпакова | 38,5 | 910 | 44,9 | 1380 | — | — | 46,1 | 1475 |
| Р. Утка | — | — | 47,1 | 1520 | 38,0 | 775 | 47,0 | 1575 |

О темпе роста симы, установленном путем обратного расчисления[1], позволяют судить данные табл. 3.

Годовики симы, скатывающиеся в море, имеют длину тела около 12,0 см; молодь, покидающая реки в двухгодовалом возрасте, обладает длиной тела около 14,0 см. Полученные нами данные обратного расчисления согласуются с непосредственно установленными размерами пойманной молоди. Так, в р. Большой рыбоводом Н. А. Постниковой 21 июля 1954 г. был добыт экземпляр покатного годовика симы, длина тела которого составляла 11,1 см. В пресных водах западнокамчатская сима растет не хуже, чем близкий к ней кижуч, но по темпу роста в море значительно от него отстает. Если кижуч откармливается в море до половой зрелости всегда не более 1 года, то эти же этапы нагула у основной массы особей симы длятся 2 года.

Индивидуальная плодовитость симы зависит от достигнутого рыбами размера тела и от возраста, в котором они созревают. Изменение плодовитости по размерным группам показано в табл. 4.

[1] При расчислении, которое производилось при помощи окуляр-микрометра, вводилась поправка по формуле Ли с учетом, что чешуя закладывается при длине малька около 3,5 см.

Таблица 3

**Темп роста симы разных возрастных групп**

| Водоемы | Возрастные группы | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | $2_1+$ | | $3_1+$ | | $4_2+$ | |
| | Годы жизни | Расчисл. размеры в см | Годы жизни | Расчисл. размеры в см | Годы жизни | Расчисл. размеры в см |
| Р. Колпакова, 1942 г. | 1 | 10,5 | 1 | 10,1 | 1 | 8,8 |
| | 1+(скат) | 11,8 | 1+(скат) | 12,5 | 2 | 13,6 |
| | 2 | 34,3 | 2 | 32,6 | 2+(скат) | 14,2 |
| | 2+ | 38,5 | 3 | 42,3 | 3 | 37,0 |
| | | | 3+ | 44,9 | 4 | 44,8 |
| | | | | | 4+ | 46,1 |
| Р. Утка, 1954 г. | 1 | — | 1 | 10,9 | 1 | 8,8 |
| | 1+(скат) | — | 1+(скат) | 12,0 | 2 | 13,3 |
| | 2 | — | 2 | 30,3 | 2+(скат) | 14,3 |
| | 2+ | — | 3 | 43,2 | 3 | 33,0 |
| | | | 3+ | 47,3 | 4 | 43,9 |
| | | | | | 4+ | 47,0 |

Таблица 4

**Индивидуальная плодовитость симы**

| Длина тела в см | Р. Колпакова | Р. Утка |
|---|---|---|
| | Число икринок | |
| До 45,0 | 1910 | 3520 |
| 45,1—47,0 | 2080 | 3830 |
| 47,1 и более | 2507 | 3850 |

Изменение плодовитости в зависимости от возраста рыб показано в табл. 5. Обращает на себя внимание низкая плодовитость симы из района р. Колпаковой. Повидимому, это является особенностью данной популяции. Самки колпаковской симы, добытые еще в море, перед заходом в реку отличались невысокой степенью развития гонад (8,6% веса тела у рыб $3_1+$ и 7,1% — у $4_2+$). Самки симы, уже успевшие зайти в низовье р. Утки, обладали более зрелой икрой (20,9% — у $3_1+$ и 16,3% — у $4_2+$). Икринки в яєтыках симы, пойманной в районе р. Колпаковой, были разных размеров (от 240 до 723 икринок в навеске 20 г); варьирование размеров икринок у симы из р. Утки было гораздо меньшим (от 202 до 314 икринок в 20-граммовой навеске).

Плодовитость симы из популяции р. Утки была значительно выше, а из района р. Колпаковой — значительно ниже, чем амурской (3200 икринок).

Таблица 5

**Плодовитость симы разного возраста**

| Водоемы | Возрастные группы самок | | | | | | Средн. число икринок |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | $2_1+$ | | $3_1+$ | | $4_2+$ | | |
| | Длина тела в см | Число икринок | Длина тела в см | Число икринок | Длина тела в см | Число икринок | |
| Р. Колпакова | 42,8 | 1430 | 45,0 | 2030 | 45,8 | 2090 | 2025 |
| Р. Утка | — | — | 46,8 | 3740 | 47,0 | 3660 | 3700 |

Таблица 6

**Состав пищи симы**

| Место поимки | Рыбы | | Насекомые | Ракообразные |
|---|---|---|---|---|
| | вид | длина тела в см | | |
| Сахалинский залив | Osmeridae | 4—6 | Neuropteura | Megalopa brachyura |
| | Ammoditidae | 8—10 | Heteroptera | Mysidacea |
| | Clupea harengus pallasi | 5—7 | Brahycera | |
| Район р. Колпаковой | Mallotus villosus* | 12—14 | Cerambycidae | |
| | Eleginus navaga gracilis** | 10—15 | — | Mysidacea |
| | Salvelinus malma*** | | | |
| | Остатки неизвестных рыб | | | |

* До 9 рыб в желудке.
** До 2 рыб в желудке.
*** Молодь (1+ и 2+).

Таблица 7

**Значение отдельных групп организмов для питания симы**

| Группы кормовых организмов | Сахалинский залив | | Район р. Колпаковой | |
|---|---|---|---|---|
| | Число желудков с данной пищей | Встречаемость в % | Число желудков с данной пищей | Встречаемость в % |
| Рыбы | 33 | 100,0 | 12 | 100,0 |
| Насекомые | 4 | 12,0 | — | — |
| Ракообразные | 3 | 9,0 | 1 | 8,5 |

Автор настоящего сообщения в августе и сентябре 1939 г. исследовал питание молоди симы, пойманной во время ее нагула в Сахалинском заливе после недавнего ската из р. Амура. Было просмотрено 33 желудка годовалой и двухгодовалой симы, длина тела которой составляла в среднем 22,2 см ($1_1$+) и 26,4 см ($2_2$+), а вес соответственно 124 и 206 г. В 1942 г. было обследовано содержимое 12 желудков симы из района р. Колпаковой. Выяснилось, что по характеру питания сима является такой же хищной рыбой, как и кижуч. Состав пищи симы показан в табл. 6.

Встречаемость основных групп кормовых организмов в желудках симы показана в табл. 7. Характер питания симы в обоих районах, несмотря на различия в возрасте обследованных рыб, оказался почти одинаковым. Основной ее пищей являются сравнительно мелкие рыбы, обнаруженные во всех без исключения желудках. Другие кормовые организмы, играющие явно второстепенную роль, встречались в желудках в небольших количествах и только наряду с рыбами.

О расположении в реках западного побережья Камчатки нерестилищ симы пока известно очень мало. Единичные экземпляры вполне половозрелой симы в середине и в конце августа встречались и в нижнем и в верхнем течении р. Большой.

## Карликовые самцы

Виды тихоокеанских лососей с более длительной пресноводной фазой развития образуют пресноводные формы. Эту способность мы считаем

сохранившейся основной чертой биологии отдаленных пресноводных предков лососей.

Небольшие популяции лососей рода Oncorhynchus, всю жизнь проводящие в пресных водах, известны для красной, кижуча и симы. Те же виды обладают и другой биологической особенностью. В их поколениях, по крайней мере в некоторых водоемах, постоянно выделяется небольшое количество самцов, которые на всю жизнь остаются в пресных водах и созревают, не достигая больших размеров тела. Карликовые самцы участвуют в нересте с проходными самками, и самцы из их потомства могут либо стать проходными рыбами, либо вновь задержаться на весь цикл жизни в пресных водах. Рассматриваемое свойство своими корнями глубоко уходит в историю этих видов.

Карликовые самцы лососей встречаются во многих водоемах. Популяции же лососей, в которых и самцы и самки созревают, не выходя в море, очень редки. Известно также, что в нерестовых популяциях проходных лососей рано созревшие в море маломерные рыбы — это преимущественно самцы. Указанные особенности мы связываем с тем, что сперматогенез легче, чем овогенез, может протекать без предварительного накопления в теле рыбы больших запасов питательных веществ, как это происходит при морском нагуле.

Для основных районов распространения симы карликовые самцы известны уже давно. Как удалось выяснить в последнее время, имеются они и в западнокамчатских реках. Так, 21 июля 1954 г. в р. Сокоче, являющейся притоком верховьев р. Большой, сотрудниками рыбоводно-мелиоративной станции Камчатского управления рыбоохраны и рыбоводства были пойманы на удочку два карликовых половозрелых самца симы. Оба экземпляра — на 3-м году жизни ($2_2+$). Длина тела одного из них была равна 19,5 см, другого — 15,3 см.

Наиболее характерными признаками, которыми сима, в том числе и ее карликовые самцы, отличаются от других видов лососей, и прежде всего от наиболее сходного с ней кижуча, являются: 1) относительная высокотелость (наибольшая высота тела симы—около 28% его длины, считая от конца рыла до конца средних лучей хвостового плавника, тогда как у кижуча это соотношение составляет приблизительно 20%), 2) большее число ветвистых лучей в спинном плавнике (10—13 у симы против 8—10 у кижуча) и 3) наличие небольшой вырезанности по внешнему краю анального плавника (у кижуча, при расправленном положении плавника, внешний край ровный или немного выпуклый).

Карликовые самцы имели ясно выраженный брачный наряд. На этой стадии его развития больших изменений в форме тела и головы еще заметно не было. Брачная же окраска, выражающаяся в общем потемнении кожного покрова до темносерого, а местами почти черного цвета с ярким обозначением по бокам тела поперечных малиновых полос, была у карликовых самцов симы лишь немного бледнее, чем свойственная проходным особям.

## Заключение

Сима является видом, «близким к Oncorhynchus kisutch и заменяющим его на юге» (Берг, 1948). Новые данные показывают, что сима, распространяясь в бассейне Тихого океана к северу до западного побережья Камчатки, частично охватывает ареал кижуча; оба вида здесь живут совместно. При этом сима входит в реки и нерестится летом, а кижуч — осенью. Близ северных границ своего обитания сима достигает зрелости в более старшем возрасте, и, несмотря на более длительный период нагула, ее особи значительно мельче, чем в центре ареала.

В реки западного побережья Камчатки (по крайней мере, от р. Большой до р. Ичи) входят для размножения небольшие популяции симы. Про

веденные наблюдения показали, что стадо симы, заходившее в 1954 г. в р. Утку, состояло из нескольких десятков тысяч особей.

Специальный лов симы пока не проводится. Хотя ее запасы и невелики, имеется возможность в конце июня и в начале июля производить промысловый лов этой рыбы. По западному побережью Камчатки можно добывать более 1000 ц симы.

### Литература


Андрияшев А. П., 1939. Очерк зоогеографии и происхождения фауны рыб Берингова моря и сопредельных вод.

Берг Л. С., 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, Изд-во АН СССР.

Линдберг Г. У. и Солдатов В. К., 1930. Обзор рыб дальневосточных морей, Изв. ТИРХ, т. 5.

Полутов И. А., 1954. Теплолюбивые рыбы у берегов Камчатки, Природа, № 3.

Семко Р. С., 1939. Камчатская горбуша, Изв. ТИНРО, т. 16.

Таранец А. Я., 1937. Краткий определитель рыб советского Дальнего Востока, Изв. ТИНРО, т. 11.

Шмидт П. Ю., 1948. Рыбы Тихого океана, Пищепромиздат.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXXV 1956 ВЫП. 7

# МОРФОЛОГИЯ АППАРАТА ЗВУКОПЕРЕДАЧИ ХВОСТАТЫХ АМФИБИЙ

Акад. И. И. ШМАЛЬГАУЗЕН
Зоологический институт АН СССР

В предыдущем сообщении (Шмальгаузен, 1956) было показано, что у Urodela — Hynobiidae в связи с собственно слуховой косточкой — stapes, как ее латеральное продолжение, развивается довольно мощный «вентральный хрящевой стержень». Этот стержень идет от дистальной головки столбика (stilus stapedis) в латеровентральном направлении вдоль заднего края нёбно-квадратного хряща (и покрывающей его чешуйчатой кости) до гиоидного отростка. Он занимает положение, вполне сходное с подвеском рыб (рис. 1). Нижний его конец прирастает на стадиях, близких к метаморфозу, к гиоидному отростку (рис. 1 и 5). Во время метаморфоза весь вентральный стержень столбика прирастает к квадратной кости, образуя на ней хрящевой наплыв, разделенный на дорсальную часть — processus columellaris и вентральную часть — processus hyoideus. Между этими частями в выемке лежит гиомандибулярный нерв, который здесь выходит на поверхность чешуйчатой кости.

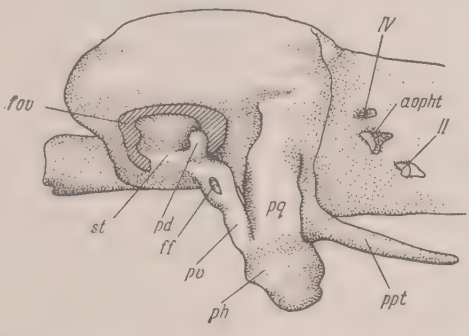



Рис. 1. Hynobius Kayserlingii, личинка 27 мм длиной. Пластическая реконструкция задней половины черепа. Вид сбоку и немного сверху

*aopht* — отверстие для глазной артерии, *ff* — отверстие в стержне столбика для прохождения гиомандибулярного нерва (вариант), *fov* овальное окно, *pd* отросток stapes, охватывающий боковую вену, *ph* — гиоидный отросток, *ppt* — крыловидный отросток, *po* вентральный стержень столбика (hyomandibulare), *st* stapes (основание), *II*, *IV* отверстия для выхода нервов, *pq* — нёбно-квадратный хрящ

Для более детального сравнения с подвеском рыб и со слуховой косточкой других амфибий, а также рептилий нам остается еще рассмотреть соотношения между слуховой косточкой хвостатых амфибий и ее вентральным стержнем и нервами, а также сосудами и мышцами слуховой области. Необходимо также решить вопрос, служила ли слуховая косточка хвостатых амфибий когда-либо аппаратом звукопередачи с воздуха, или она развилась непосредственно из подвесочного аппарата рыб и могла передавать лишь звуковые колебания воды или почвы.

## Отношение нервов и сосудов слуховой области к элементам гиоидной дуги

В начале слуховой капсулы, позади соединения базального отростка нёбно-квадратного хряща с базитериоидным отростком основания черепа, находится выход гиомандибулярной ветви лицевого нерва, которая

идет отсюда в латеральном направлении и касается задней поверхности нёбно-квадратного хряща примерно на ередине его высоты. Здесь он делится на свои основные ветви. Внутренняя челюстная ветвь обособляется раньше других (r. mandibularis internus s. chorda tympani), она остается в наиболее медиальном положении (рис. 2) и идет вдоль задне-внутреннего края нёбно-квадратного хряща к внутреннему краю нижней челюсти. Гиоидная ветвь (r. hyoideus s. jugularis) отходит латерально (рис. 2), часть

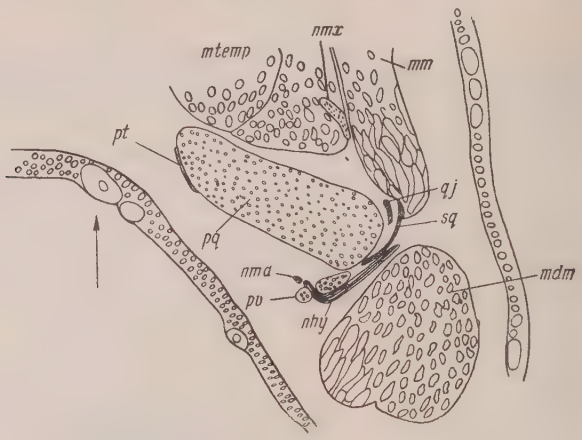



Рис. 2. Hynobius Kayserlingii, личинка 27 мм длиной. Фронтальный разрез на уровне выхода гиомандибулярного нерва на поверхность squamosum. Стрелка направлена вперед

*mdm*—m. depressor mandibulae, *mm*—m. masseter, *mtemp*—m. temporalis, *nhy* — гиоидный нерв, *nmd* — внутренний челюстной нерв VII, *nmx*—челюстная ветвь тройничного нерва, *pq*—нёбно-квадратный хрящ, *pt*—птеригоид, *pv* —вентральный стержень столбика с отверстием для гиоидного нерва, *qj*—quadrato-jugale, *sq*—squamosum

ее огибает musculus depressor mandibulae спереди, поворачивает назад и идет по наружной его поверхности вниз и затем вперед, в поверхностную гиоидную мускулатуру. Другая часть этого нерва идет латерально назад, проходит сквозь m. depressor mandibulae между наружной и внутренней порциями, выходит на задне-наружную его поверхность, по которой спускается вниз и проходит затем вперед, в более глубокую гиоидную мускулатуру. Наконец, наиболее значительная поверхностная ветвь (r. mandibularis externus s. lateralis) огибает задний край нёбно-квадратного хряща и идет под кожей вперед и вниз, снабжая сейсмосенсорные органы гиомандибулярной группы.

Когда развивается описанный мезенхимный тяж, идущий от столбика латерально вниз вдоль заднего края чешуйчатой кости, он оказывается впереди от лицевого нерва, между ним и нёбно-квадратным хрящом. Поверхностная (n. lateralis), а отчасти и гиоидная ветви этого нерва огибают закладку вентрального стержня сзади и латерально. Внутренняя челюстная ветвь гиомандибулярного нерва остается обычно в медиальном положении по отношению к закладке. После охрящевения последней главная масса гиомандибулярного нерва тесно прилегает к задне-наружному краю вентрального стержня. На более поздних стадиях развития в этом стержне сзади образуется выемка, в которой ложится нерв (рис. 12). Эта выемка отделяет дорсальную часть стержня, переходящую в дистальную головку столбика («processus columellaris»), от вентральной части стержня, переходящей в гиоидный «отросток» нёбно-квадратного хряща (рис. 12).

Так как вентральный хрящевой стержень развивается от столбика слуховой косточки как его вентральное продолжение и далее связан с вентральной частью гиоидной дуги, то мы его рассматриваем как производное

этой последней, т. е. видим в нем по меньшей мере часть подвеска (hyomandibulare) рыб. Отношение гиомандибулярного нерва к этой части вполне сходно с отношением того же нерва к подвеску у осетровых рыб. Однако оно отличается от положения этих частей у большинства рыб с костным скелетом, у которых гиомандибулярный нерв выходит наружу через отверстие в самом подвеске. Этого различия не следует переоценивать, так как редукция части подвеска впереди указанного отверстия может привести к освобождению нерва и выходу его впереди от подвеска (как у трески из костистых рыб), а редукция задней части может привести к положению, наблюдаемому у осетровых рыб и у наземных позвоночных, в том числе у хвостатых амфибий.

Гиомандибулярный нерв огибает мезенхимную закладку вентрального стержня столбика, как указано, сзади. Однако иногда у Hynobius сгущенная мезенхима здесь частично обволакивает нерв. В одном случае у Hynobius (личинка 27 мм) и на более поздней — прохондральной стадии развития вентрального стержня гиомандибулярный нерв (без внутренней челюстной ветви) проходит не в выемке, а через отверстие в этой закладке (рис. 1 и 2). В другом случае, у близкой к метаморфозу личинки (Hynobius, 34 мм), справа весь гиомандибулярный нерв (вместе с внутренней челюстной ветвью) проходит через отверстие в хрящевом стержне; слева через такое же отверстие проходит только наружная ветвь (n. lateralis). Это — несомненно, вторично — воссоздает исходную картину прохождения нерва через отверстие в подвеске. Во всяком случае, можно отметить, что все эти факты указывают на существование тесной связи между гиомандибулярным нервом и частью столбика, что́ живо напоминает нам отношение этого нерва к подвеску у высших рыб.

Закладка слуховой «косточки» занимает типичное положение между двумя крупными кровеносными сосудами — внутренней сонной артерией, которая лежит медиально, и боковой веной головы, которая проходит дорсально от закладки (рис. 14). Соотношения слуховой косточки с этими двумя сосудами сохраняются и на позднейших стадиях и получают даже еще более ясное выражение благодаря ответвлениям, развивающимся непосредственно позади слуховой косточки и тесно ее охватывающим.

Артериальная ветвь — орбитальная артерия (arteria orbitalis) — развивается как ветвь внутренней сонной артерии на стадиях охрящевения stapes у личинок Ranodon 23—25 мм длиной. В некоторых случаях примерно в этом же месте развивается гиоидная артерия, огибающая m. depressor mandibulae и дающая в качестве передней своей ветви орбитальную артерию (один случай — у личинки Ranodon 21 мм и другой случай — у личинки 23 мм длиной). Так как орбитальная артерия по своему происхождению является ветвью гиоидной артерии, то указанный способ ее развития представляется атавистической вариацией.

Обычно, как сказано, гиоидная артерия вовсе не развивается (ее роль берет на себя a. jugularis; см. Шмальгаузен, 1953), а орбитальная артерия развивается прямо от сонной. Она отходит латерально вперед, ложится непосредственно под закладкой stapes, огибает ее впереди, поднимается затем вместе с боковой веной головы в промежуток между ушным отростком нёбно-квадратного хряща и слуховой капсулой (cranio-quadrate passage английских авторов) и выходит в орбиту. На стадиях образования орбитальной артерии формирование закладки слуховой косточки еще не закончено, и она проходит частично в том мезенхимном сгущении, которое дает материал для построения столбика слуховой косточки (stilus columellae). При охрящевении последнего (у личинок Ranodon 25—29 мм длиной) орбитальная артерия иногда охватывается хрящом, и тогда она проходит в канале сквозь столбик (рис. 3). Это последнее встречается у Ranodon нередко. У меня имеется в виде серий препаратов пять личинок Ranodon 35—75 мм длиной, и из них у четырех личинок орбитальная артерия проходит через отверстие в столбике (правда, во всех случаях только на од-

ной стороне головы, но все же это составляет 40% общего числа наблюдений). В этих случаях орбитальная артерия занимает типичное положение art. stapedia рептилий и млекопитающих (рис. 3). Чаще, однако, орбитальная артерия проходит, как и у других хвостатых амфибий, в том числе у Hynobius, вперед под столбиком, как это часто бывает и у высших наземных позвоночных.

Вторая ветвь внутренней сонной артерии, имеющая некоторое отношение к рассматриваемым здесь частям гиоидной дуги,— art. quadrato-man-

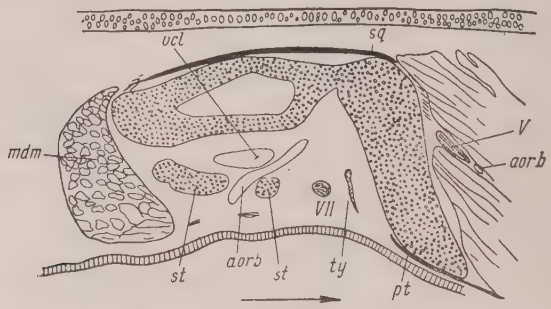



Рис. 3. Ranodon sibiricus, личинка 50 мм длиной. Сагиттальный разрез через слуховую косточку в области канала для орбитальной артерии. Стрелка направлена вперед
*aorb*—орбитальная артерия, *mdm*—musculus depressor mandibulae, *pt*—птеригоид *sq*—чешуйчатая кость, *st*—stapes, *ty*—рудимент барабанной полости, *V*, *VII*—нервы, *vcl*—боковая вена головы

dibularis. Эта артерия развивается за счет дорсального отдела челюстной артериальной дуги. Она отходит от внутренней сонной артерии под базитрабекулярным сочленением нёбно-квадратного хряща, перекрещивает нёбную ветвь лицевого нерва впереди, у его выхода из черепа, идет в латеральном направлении к задней стенке нёбно-квадратного хряща и спускается по ней впереди от гиомандибулярного нерва до области прикрепления гиоквадратной связки. Здесь одна ее ветвь проходит вперед, на внутреннюю сторону нижней челюсти, а главная часть поворачивает непосредственно над связкой вперед, дает ветку к рускониеву крючку (рудимент балансера у Ranodon) и направляется на наружную сторону нижней челюсти. На месте поворота артерия проходит через мезенхимное сгущение, лежащее у основания гиомандибулярной связки и продолжающееся дорсально в зачаток вентрального стержня столбика (рис. 4). В результате охрящевения этой мезенхимной массы образуется основание гиоидного отростка и конец хрящевого стержня. При образовании этих хрящей челюстная артерия оказывается зажатой между ними и нёбно-квадратным хрящом и проходит тогда по каналу в хряще. Так как эта артерия относится к челюстной дуге и лежит впереди от гиоидной, то это дает дополнительные указания на происхождение гиоидного отростка из части гиоидной дуги, вторично приросшей к челюстной (рис. 4). Челюстная артерия у Ranodon (как и у Hynobius) рано редуцируется и замещается яремно-челюстной артерией (Шмальгаузен, 1953). Тогда канал у основания гиоидного отростка полностью зарастает (или — при ранней редукции артерии — и вовсе не развивается).

Очень тесно связана с закладкой stapes боковая вена головы. Уже на ранних стадиях формирования слуховой косточки она непосредственно прилежит к ней с дорсальной стороны и перекрывается отходящим от этой закладки мезенхимным сгущением. Развивающийся в последнем хрящевой столбик частью прикрывает эту вену снизу (рис. 3). Особенно тесные связи устанавливаются между слуховой косточкой и боковой веной головы у Hynobius. Непосредственно под веной на stapes развивается дорсальный хрящевой выступ в виде крючка, охватывающий боковую вену (рис. 1). Хрящевой крючок продолжается в мезенхимный тяж, идущий к

стенке слуховой капсулы латерально от вены и превращающийся затем в связку. Тогда вена оказывается полностью окруженной. Ко времени метаморфоза хрящевой крючок разрастается вокруг вены и образует иногда на основной пластинке слуховой косточки сплошное кольцо, через которое проходит боковая вена головы (рис. 5). Однако во время метаморфоза

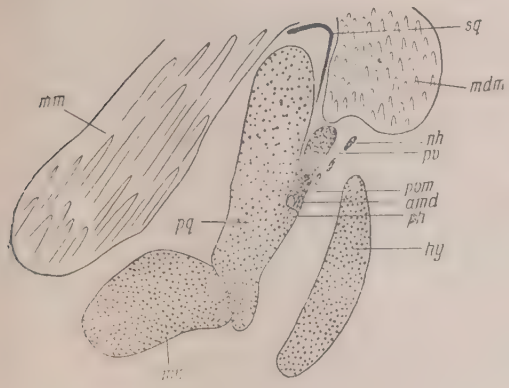



Рис. 4

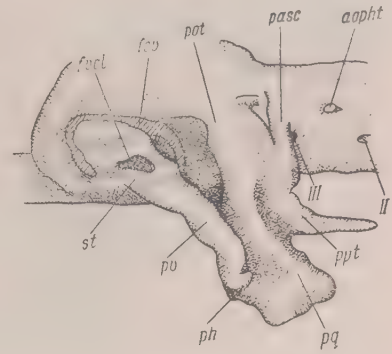



Рис. 5

Рис. 4. Hynobius Kayserlingii, личинка 33 мм длиной. Сагиттальный разрез через нёбно-квадратный хрящ с прилежащей частью вентрального стержня столбика

*amd*—art. quadrato-mandibularis, *hy*—гиоид, *mdm*—m. depressor mandibulae, *mk*—нижняя челюсть, *mm*—жевательная мышца, *nh*—гиоидный нерв, *ph*—гиоидный отросток (основание), *pq*—нёбно-квадратный хрящ, *pv*—вентральный стержень столбика, *pvm*—продолжение вентрального стержня в виде связки, *sq*—чешуйчатая кость

Рис. 5. Hynobius Kayserlingii, личинка 34 мм длиной. Пластическая реконструкция задней половины черепа. Вид сбоку

*aopht*—отверстие для глазной артерии, *fov*—овальное окно, *fvcl*—отверстие для прохождения боковой вены головы, *pasc*—восходящий отросток нёбно-квадратного хряща, *ph*—гиоидный отросток, *pot*—ушной отросток, *ppt*—птеригоидный отросток, *pv*—вентральный стержень столбика (hyomandibulare), *st*—stapes, *II*, *III*—отверстия для выхода нервов, *pq*—нёбно-квадратный хрящ

это кольцо исчезает, и вена лежит у взрослых Hynobius свободно на окостеневшей пластинке слуховой косточки. Непосредственно позади stapes боковая вена головы отдает боковую ветвь — vena palatoquadrata, идущую вдоль мезенхимного тяжа и — позднее — хрящевого столбика латерально вперед, по направлению к нёбно-квадратному хрящу. Боковая вена головы вместе с отходящей от нее нёбно-квадратной веной образуют, таким образом, развилку, вплотную охватывающую слуховую косточку сзади. Нёбно-квадратная вена собирает кровь из m. depressor mandibulae и поверхностной челюстной мускулатуры. Под восходящим отростком нёбно-квадратного хряща (processus ascendens) она соединяется анастомозом с нижней ветвью боковой вены головы — v. pterygoidea. На стадиях метаморфоза нёбно-квадратная вена сильно разрастается и отдает множество ветвей к нёбу. Очевидно, она становится основной веной нёбно-ротового дыхания.

## Барабанная полость

Маурер (F. Maurer, 1888), а вслед за ним и ряд других авторов описывали у личинок тритона и аксолотля провизорные закладки зобной железы, которые формируются у личинок (незадолго до стадии вылупления) в дорсальном дивертикуле первой висцеральной щели и, рано освобождаясь от связи с глоточным эпителием, ложатся в виде группы клеток, вплотную примыкающей к ганглию лицевого нерва. По Дрюнеру (L. Drüner, 1904), эти группы клеток иногда сохраняются дольше; в одном случае он нашел даже у личинок аксолотля 36 мм длиной явственно ограниченный и вполне изолированный эпителиальный пузырек. На основании моих препаратов

я могу подтвердить, что у аксолотля такие закладки очень рано отрываются от глоточного эпителия и образуют лишь небольшую группу клеток, которая вскоре бесследно исчезает. Однако и мне удалось в одном случае — у личинки около 30 мм длиной — обнаружить изолированный эпителиальный пузырек, зажатый между стволом гиомандибулярного нерва и нёбно-квадратным хрящом. Морфологическое значение этих закладок установить нелегко. По Дрюнеру, они на ранних стадиях более массивны, чем провизорные закладки на первой жаберной щели и дефинитивные закладки зобной железы на второй-четвертой жаберных щелях. Уже это заставляет думать, что дорсальный вырост первой висцеральной складки содержит не только элементы провизорной закладки зобной железы. Это предположение вполне законно, так как гомологизация Маурера основана лишь на самом общем сходстве закладок. Исследование развития Hynobiidae показало правильность нашего предположения. Прежде всего удалось установить, что, действительно, в указанном выросте первой висцеральной складки заключаются, между прочим, и клетки потенциальной закладки зобной железы. В одном случае — у личинки Ranodon 25 мм длиной на одной стороне головы в выемке ушного отростка нёбно-квадратного хряща, сзади (под squamosum), лежит настоящий зачаток зобной железы прямо над стволом гиомандибулярного нерва. Однако тут же, под этим зачатком, лежит полоса клеток, продолжающаяся далее вперед и внутрь, подобно тем зачаткам, лежащим впереди от гиомандибулярного нерва, которые имеются обычно у Ranodon (рис. 6). Эти массы клеток представляют, очевидно, не зачаток зобной железы, а остаток дорсального дивертикула первой висцеральной складки, который у наземных позвоночных дает начало барабанной полости.

У наземных позвоночных барабанная полость закладывается относительно просто, и можно считать доказанным, что она является выростом из дорсальной части первой висцеральной щели (брызгальца). У амфибий процессы начального развития барабанной полости сильно усложнены вследствие перестроек, связанных с личиночной жизнью в воде, и введения явлений метаморфоза при переходе к жизни на суше.

У бесхвостых амфибий в верхней части первой висцеральной складки развивается эпителиальный вырост. Этот вырост несколько изгибается вперед, вытягивается в длину и вздувается на конце (H. Spemann, 1898). Переднее вздутие ложится у бесхвостых под передней частью глаза (что связано со значительным вторичным перемещением нёбно-квадратного хряща, который также выдвигается далеко вперед). Соединение с глоточным эпителием прерывается, и сплошная вначале клеточная масса распадается на ряд участков (F. Villy, 1890). Во время метаморфоза клеточная масса передвигается назад и занимает дефинитивное положение под слуховой капсулой (H. Spemann, 1898). В каждом из участков клеточной массы образуется полость, которая затем сливается с соседними в общий зачаток барабанной полости. Соединение с глоткой восстанавливается путем образования нового выпячивания от рото-глоточного эпителия (F. Villy, 1890). Передняя часть барабанной полости только после окончания метаморфоза расширяется, охватывает слуховую косточку (столбик) и достигает покровов на месте развития барабанной перепонки.

Из этого видно, что барабанная полость бесхвостых развивается как вырост дорсальной стенки первой висцеральной складки и именно в виде сплошной клеточной массы, имеющей вид вздутия, сидящего на длинном стебельке. Эта клеточная масса теряет затем связь с глоточным эпителием. Собственно барабанная полость образуется из этих зачатков только во время метаморфоза. Она располагается впереди от гиомандибулярного нерва. Евстахиева труба образуется заново. Если учесть особенности развития барабанной полости у бесхвостых, то нетрудно узнать те же процессы и в развитии хвостатых амфибий.

У Hynobius зачаток дорсального дивертикула первой висцеральной

складки имеет значительно бо́льшую массу, чем у аксолотля или тритона. Общая его форма такая же — это небольшое грушевидное образование, сидящее на длинной ножке. Однако оно сохраняется гораздо дольше без распада и удерживает очень долго, иногда до метаморфоза, свою первичную связь с глоточным эпителием. В одном случае, у близкой к метаморфозу личинки 33 мм длиной, я нахожу еще хорошо сохранившуюся массу клеток в виде уплощенной (спереди назад) груши, сидящей на длинном и плотном, довольно толстом стебельке. Однако у Ranodon эти образования развиты еще сильнее, хотя связь зачатков с глоточным эпителием разрывается раньше, чем у Hynobius.

У самых молодых личинок Ranodon (до вылупления из оболочек) имеются довольно крупные дорсальные выросты эпителия первой висцеральной складки в виде плотной массы клеток, набитых желточными зернами (рис. 7). Еще до вылупления они получают форму сплющенной груши (т. е. грушевидную форму они имеют только на поперечном разрезе) и осуществляют связь с эпителием через тонкую ножку (рис. 8). Эта

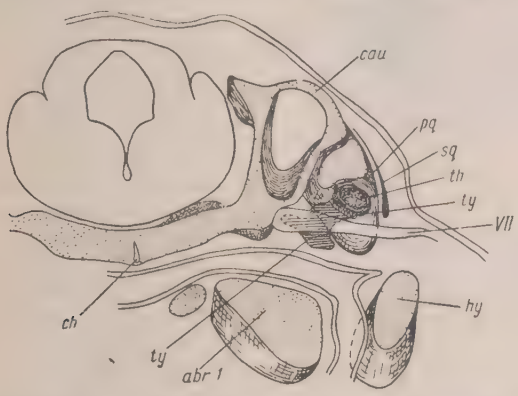



Рис. 6. Ranodon sibiricus, личинка 24 мм длиной. Реконструкция задней части нёбно-квадратного хряща с прилежащими частями. Вид сзади

*abr1* — жаберная дуга, *cau* — слуховая капсула, *ch* — хорда, *hy* — hyoideum, *pq* — palatoquadratum, *sq* — squamosum, *th* — закладка зобной железы, *ty* — закладка барабанной полости, *VII* — ствол гиомандибулярного нерв (контур)

связь обычно прерывается уже ко времени вылупления (как у аксолотля, и, следовательно, много раньше, чем у Hynobius). Зачаток превращается в массу клеток, имеющую вид ленты с не вполне правильными контурами (рис. 9). Эта лента ложится параллельно задней поверхности нёбно-квадратного хряща, впереди от гиомандибулярного нерва (рис. 10) — следовательно, располагается почти трансверсально, однако, как и в висцеральных щелях, латеральный край зачатка повернут немного назад, а медиальный — вперед (рис. 10). Нередко общий вначале зачаток распадается на отдельные участки разной величины (рис. 9). После этого, раньше или позже, происходит дальнейший распад и резорбция. Однако иногда такие зачатки сохраняются в виде плотных клеточных масс вплоть до метаморфоза (рис. 10). Особенно интересно, что в некоторых случаях в зачатках дорсального дивертикула развиваются и полости. Так, у личинки Ranodon 25 мм (рис. 6) в лентовидной массе клеток имеется ряд маленьких полостей (вакуолей). У личинки Ranodon 35 мм зачаток, распавшийся на отдельные участки, превратился в систему, состоящую из одной большой дорсальной полости и трех небольших пузырьков (рис. 11). Один из пузырьков прилежит вплотную к глоточно-ротовому эпителию (рудимент евстахиевой трубы?). Наконец, и после метаморфоза (Ranodon, 80 мм длиной) (рис. 12) иногда наблюдаются пузырьки с толстыми эпителиальными стенками, которые явно представляют остатки описанных образований. Добавлю к этому, что у большой личинки Triton cristatus

(48 мм длиной) слева имеется хорошо дифференцированный эпителиальный пузырек и справа — эпителиальный выступ от ротового эпителия, которые, очевидно, представляют рудиментарные закладки евстахиевой трубы.

Описанные зачатки, и в особенности развивающиеся из них эпителиальные образования личинок Ranodon, как по способу своего развития, так и по положению между нёбно-квадратным хрящом и гиомандибулярным нервом вполне сходны с закладками барабанной полости бесхвостых амфибий. Независимость этих зачатков от потенциального материала провизорных закладок зобной железы ясна из описанного случая одновременного развития обеих закладок у Ranodon (рис. 6). Таким образом, история развития дорсального дивертикула первой висцеральной щели у Ranodon и других хвостатых амфибий при сопоставлении с историей развития той же области у бесхвостых показывает достаточно ясно, что в нем заключается гомолог барабанной полости. Значительная изменчивость этих образований хорошо согласуется с их рудиментарным характером, Однако в некоторых случаях в них все же образуются и полости, которые могут сохраниться в виде остатков и после метаморфоза.

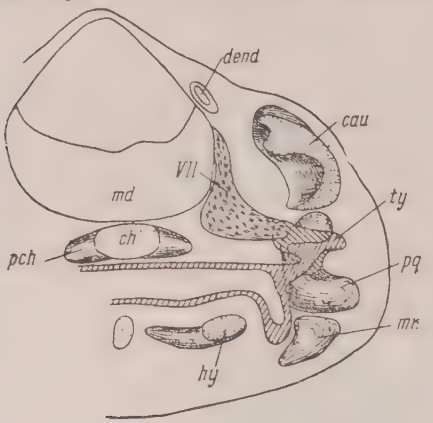



Рис. 7. Ranodon sibiricus, личинка 20,5 мм длиной. Реконструкция нёбно-квадратного хряща и прилежащих закладок. Вид сзади. Первый срез выделен для хрящей точками и для закладки барабанной полости — направлением штриховки

*cau* — закладка слуховой капсулы, *ch* — хорда, *dend* — эндолимфатический пузырек, *hy* — гиоид, *md* — мозг, *mk* — мекелев хрящ, *pch* — парахордалии, *pq* — нёбно-квадратный хрящ, *ty* — закладка барабанной полости, *VII* — ганглий лицевого нерва

Все это, вместе взятое, дает достаточно ясные указания на то, что у предков хвостатых амфибий действительно имелся аппарат звукопередачи с воздуха, т. е. барабанная полость и барабанная перепонка.

## Мышцы дорсального отдела гиоидной дуги и среднего уха

Из мышц слуховой области с элементами гиоидной дуги связан при самом своем возникновении m. depressor mandibulae, который по своему происхождению представляет мышцу подвеска (m. adductor hyomandibularis) и у хвостатых амфибий закладывается как мышца, поднимающая гиоид. На ранних стадиях развития (до вылупления личинки) зачаток этой мышцы отходит от зачатка слуховой капсулы в области горизонтального полукружного канала и направляется вниз, к концу гиоида, где на этих стадиях и прикрепляется, повторяя, таким образом, фазу развития m. levator hyoidei (рис. 13). Однако вскоре, ко времени вылупления личинки, начало мышцы перемещается по стенке капсулы назад, и мышца эта отходит уже вентро-латерально от задней части слуховой капсулы. С другой стороны, и дистальное прикрепление мышцы переносится по гиомандибулярной связке вниз, на выступающий угол нижней челюсти (см. Шмальгаузен, 1955). Первоначально она располагается латерально и немного позади зачатка слуховой косточки. Позднее она разрастается, подходит вплотную к заднему краю нёбно-квадратного хряща и снаружи совершенно закрывает слуховую область. У поздних личинок, близких к метаморфозу, m. depressor mandibulae вплотную ложится своей передне-внутренней стенкой на головку столбика и на вентральный стержень (а также на гиоидный отросток).

В некоторых случаях у Ranodon пучок небольших передних волокон этой мышцы прикрепляется к дистальной головке столбика. То же самое я нахожу у одной личинки Hynobius около 34 мм длиной. В этих случаях мы имеем перед собой как будто остаток мышцы в ее первоначальном положении (m. adductor s. retractor hyomandibularis). У высших наземных позвоночных такой остаток сохранился в виде m. stapedius s. m. extracolumellaris. В данном случае она, однако, не обособлена от m. depressor mandibulae, а представляет лишь группу антеромедиальных ее волокон. Следует думать, что обособившийся у предков хвостатых амфибий m. stapedius с прирастанием extracolumella к нёбно-квадратному хрящу утратил свое значение и вторично соединился с тем же m. depressor mandibulae, от которого он в свое время отделился.

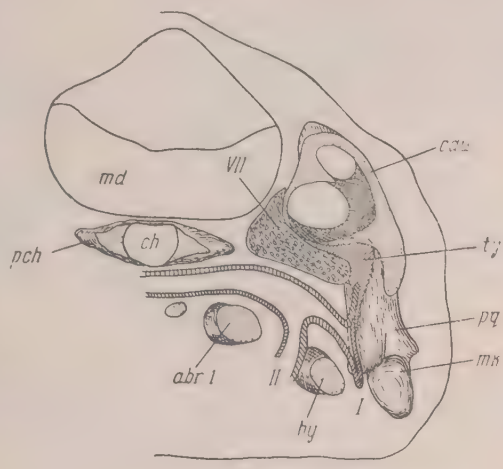



Рис. 8. Ranodon sibiricus, личинка 21—22 мм длиной. Реконструкция нёбно-квадратного хряща и прилежащих закладок. Вид сзади

*abr1* — первая жаберная дуга, *I, II* — висцеральные складки. Остальные обозначения см. на рис. 7а

В пользу предположения о существовании у предков хвостатых амфибий обособленного m. stapedius можно привести и прямые доказательства.

На ранних стадиях развития (до вылупления личинки), когда зачаток m. depressor mandibulae (s. levator hyoidei) лежит еще в средней части

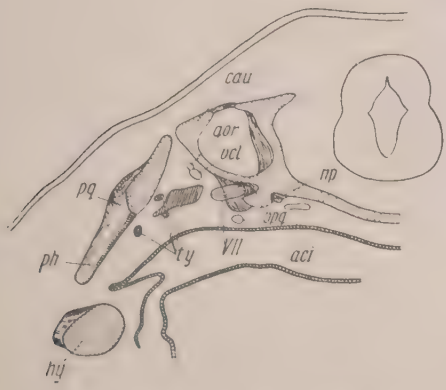



Рис. 9. Ranodon sibiricus, личинка 57 мм длиной. Реконструкция задней части нёбно-квадратного хряща и закладок барабанной полости. Вид сзади

*acl* — внутренняя сонная артерия, *aor* — орбитальная артерия, *cau* — слуховая капсула, *hy* — гиоид, *np* — нёбная ветвь лицевого нерва, *ph* — гиоидный отросток, *pq* — нёбно-квадратный хрящ, *ty* — зачатки барабанной полости, *vcl* — боковая вена головы, *vpq* — нёбно-квадратная вена, *VII* — ствол гиомандибулярного нерва

слуховой капсулы, в области горизонтального полукружного канала, непосредственно под ним у Ranodon регулярно наблюдаются кучки миоген-

ных клеток, занимающие характерное положение между слуховой капсулой (в области горизонтального канала) и боковой веной головы. На рис. 13 показан поперечный разрез через слуховую область такой личинки.

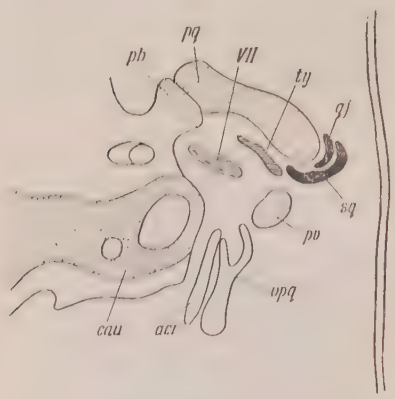



Рис. 10

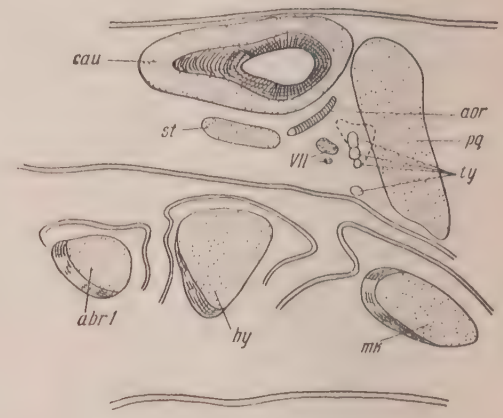



Рис. 11

Рис. 10. Ranodon sibiricus, личинка 73 мм длиной. Фронтальный срез через нёбно-квадратный хрящ на уровне базикраниального сочленения

*pb*—proc. basicranialis, *pv*—proc. ventralis columellae, *qj*—quadrato-jugale, *sq*—squamosum. Остальные обозначения см. на рис. 9

Рис. 11. Ranodon sibiricus, личинка 35 мм длиной. Реконструкция (комбинация пяти срезов) слуховой области по сагиттальным срезам. Контуры барабанной полости, лежащей более медиально, показаны пунктиром

*abr1*—первая жаберная дуга, *mk*—мекелев хрящ, *st*—слуховая косточка. Остальные обозначения см. на рис. 9

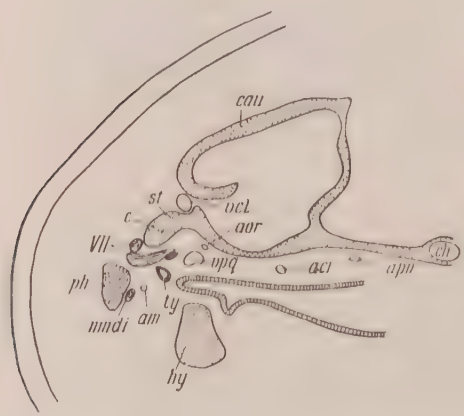



Рис. 12

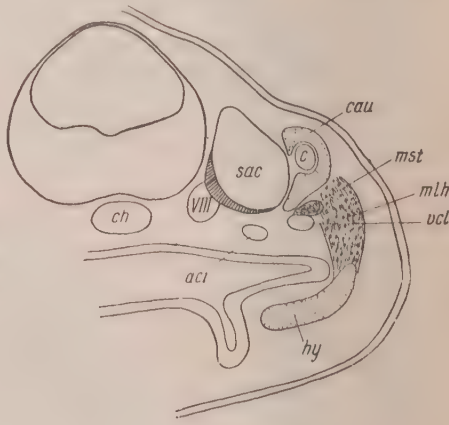



Рис. 13

Рис. 12. Ranodon sibiricus после метаморфоза, 80 мм длиной. Поперечный разрез через слуховую область

*apn*—нёбно-носовая артерия, *am*—яремно-челюстная артерия, *c*—головка слуховой косточки, *ch*—хорда *mmdi*—внутренний челюстной нерв VII, *st*—слуховая косточка. Остальные обозначения см. на рис. 9

Рис. 13. Ranodon sibiricus, личинка 20,5 мм длиной. Поперечный разрез через слуховую область

*aci*—внутренняя сонная артерия, *c*—горизонтальный полукружный канал, *cau*—слуховая капсула, *ch*—хорда, *hy*—гиоид, *mlh*—зачаток m. depressor mandibulae, *mst*—закладка стапедиальной мышцы, *sac*—sacculus, *ocl*—vena capitis lateralis, *VIII*—ганглий

Кучка клеток (*mst*) образует оформленный зачаток, прилежащий непосредственно к переднему краю закладки m. depressor mandibulae (*mlh*). На ближайших впереди срезах этот зачаток лежит прямо под веной и про-

стирается немного далее медиально — до места будущей закладки stapes между веной и внутренней сонной артерией. Ко времени вылупления у личинок Ranodon (21—23 мм длиной) довольно часто видны небольшие, но хорошо оформленные пучки миобластов, располагающиеся у переднего края закладки stapes, между боковой веной головы и слуховой капсулой (рис. 14). Обычно эти зачатки вскоре исчезают. Однако в одном случае — у личинки Ranodon 26 мм длиной я нахожу ясный мускульный пучок, отходящий от переднего края stapes вперед, под стволом гиомандибулярного нерва к базитергоидному отростку основания черепа (см. Шмальгаузен, 1953, рис. 8, слева). Рядом с этим мускульным пучком про-

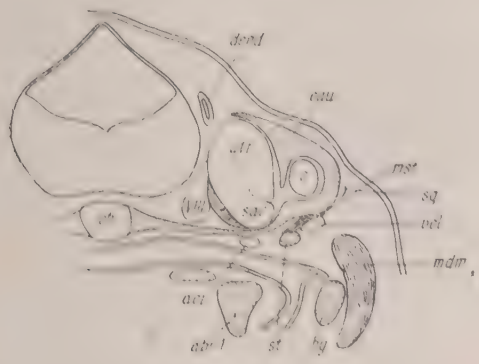



Рис. 14. Ranodon sibiricus, личинка 21—22 мм длиной. Поперечный разрез через слуховую область

*abr 1* — жаберная дуга, *dend* — ductus endolymphaticus, *mdm* — m. depressor mandibulae, *sq* — закладка squamosum, *st* — закладка stapes, *utr* — utriculus, *VIII* — ганглий. Остальные обозначения см. на рис. 13

ходит комиссура VII—IX, но иннервации этой мышцы мне установить не удалось. В одном случае — у большой личинки Hynobius 36 мм имеется большой мышечный пучок, прикрепляющийся у основания stapes и идущий в латеральном направлении вдоль ствола гиомандибулярного нерва и далее вниз, на соединение с сухожилием m. depressor mandibulae (частью которого он, таким образом, является). В другом случае, у личинки Hynobius 31 мм длиной, от дистальной головки слуховой косточки отходит большая мышца прямо вниз и прикрепляется к концу гиоида. Мышца эта обособлена, но вплотную прилегает (изнутри) к m. depressor mandibulae. В данном случае мышца, с одной стороны, сохранила прикрепление стапедиальной мышцы и, с другой стороны, вторично приобрела утраченную функцию m. levator hyoidei.

Таким образом, у Ranodon в онтогенезе регулярно происходит обособление небольшого зачатка мышцы, прилежащей к антеромедиальному краю зачатка m. depressor mandibulae, т. е. в типичном положении зачатка стапедиальной мышцы (m. extracolumellaris s. stapedius). Этот зачаток дает иногда еще начало небольшим пучкам миобластов, прилегающих к закладке stapes. В дальнейшем этот эмбриональный материал исчезает, однако иногда он превращается во вполне дифференцированные мускульные пучки, которые, сохраняя свою связь со слуховой косточкой, разрастаются в различных, частью случайных, направлениях. Так, у описанных личинок Hynobius он разросся в вентральном направлении и соединился вторично с гиоидом или с m. depressor mandibulae. Это новое соединение подчеркивает, однако, лишний раз органическую связь, т. е. общность происхождения этих мышц.

Существование провизорных закладок и рудиментарных мускульных

пучков у личинок Hynobiidae показывает достаточно ясно, что у предков хвостатых амфибий имелся, как и у рептилий, обособленный musculus stapedius.

### Сравнение с рыбами, стегоцефалами и рептилиями

Положение слуховой косточки (stapes) на слуховой капсуле и ее отношение к гиомандибулярному нерву и кровеносным сосудам отличается от положения подвеска (hyomandibulare) у рыб с костным скелетом, однако оно сходно с его положением у хрящевых рыб. Ближайшее рассмотрение этого вопроса привело к выводу (Шмальгаузен, 1923), что подвесок был первоначально прикреплен к черепу в двух точках, между которыми проходит боковая вена головы. Так как основная масса подвеска представляет, по всем данным, epihyale, то, очевидно, медиальное прикрепление подвеска к слуховой капсуле черепа осуществляется посредством pharyngohyale (Шмальгаузен, 1923). В таком случае первичное строение верхнего отдела гиоидной дуги весьма сходно со строением верхних отделов жаберных дуг у осетровых рыб, которые также имеют двойную связь с черепной коробкой. У осетровых имеется вентро-медиальное прикрепление жаберных дуг посредством обычных (infra-)pharyngobranchialia и латеральное прикрепление посредством особых suprapharyngobranchialia, которые, по всем данным, являются продуктами вторичного отчленения дорсальных выростов epibranchialia. Доказательством первичного существования двойного прикрепления гиоидной дуги у рыб с костным скелетом я считал соотношения, найденные у двоякодышащей рыбы — Ceratodus, у которой имеются как рудимент подвеска в его дорсо-латеральном положении, так и рудимент pharyngohyale в его вентро-медиальном положении. Вместе с тем и слуховая косточка многих рептилий характеризуется также двойным прикреплением к черепной коробке. Столбик ящериц имеет дорсо-латеральное прикрепление к околоушному выступу (processus paroticus) черепа и вентро-медиальное прикрепление в овальном окне слуховой капсулы. Между обоими прикреплениями проходят назад как боковая вена головы, так и гиомандибулярный нерв.

С той поры, как была высказана эта гипотеза (1923 г.), были найдены и палеонтологические доказательства существования двойной связи подвеска с черепом у кистеперых рыб (Rhizodopsis, Ectosteorhachis, Eusthenopteron), т. е. как раз у тех рыб, которые, по всем данным, находятся в ближайшем родстве с наземными позвоночными (см. G. Säve-Söderbergh, 1936; A. S. Romer, 1937, 1941; T. S. Westoll, 1943). Как можно судить по отпечатку в виде желобка на внутренней стороне подвеска Ectosteorhachis (Megalichthys), боковая вена головы проходила между двумя прикреплениями подвеска к черепу. Между обоими сочленовными головками подвеска проходил назад и ствол гиомандибулярного нерва, который далее входил в канал на внутренней стороне подвеска и выходил из него на наружной (Ectosteorhachis, Eusthenopteron). Дорсальная головка подвеска Ectosteorhachis причленялась к околоушному выросту черепа (proc. paroticus), а вентральная головка — к стенке слуховой капсулы в области sacculus. Из этого можно сделать вывод, что собственно stapes рептилий, с его медиальным прикреплением в овальном окне, представляет собой медиальную ветвь подвеска, или pharyngohyale, а extracolumella, с дорсо-латеральным прикреплением к околоушному выросту черепа посредством processus dorsalis, представляет собственно подвесок (epihyale) с его дорсальной головкой. Каково же соотношение этих частей у хвостатых амфибий?

Медиальная часть столбика, лежащая своим основанием в овальном окне, окостеневает и образует костный stapes, состоящий из основной пластинки с поднимающейся над нею ножкой (stilus stapedis). Последняя снабжена иногда каналом для орбитальной артерии. Гомология этой части со stapes (columella) рептилий не вызывает сомнений. Все латеральные

части столбика остаются у Hynobiidae хрящевыми и, по аналогии с рептилиями, могут быть обозначены как extracolumella. Деление на stapes и extracolumella имеет и у рептилий часто формальное значение, так как морфологическое разделение не может определяться границей окостенения. У ящериц имеется, однако, еще сочленение, лежащее чуть далее дистально в пределах хрящевой части столбика. Это сочленение развивается очень поздно и имеет, по Фершлуйсу (J. Versluys, 1904), вторичный характер. Все же охрящевение латеральной части слуховой косточки (extracolumella) происходит у рептилий независимо от такового медиальной (stapes).

У хвостатых амфибий семейства Hynobiidae охрящевение всего столбика начинается от stapes и прогрессирует в латеральном направлении. Однако в латеральных частях (extracolumella) закладка имеет иной характер и охрящевение наступает много позже. Между обеими частями и на поздних стадиях иногда сохраняется полоска молодого хряща, ясно указывающая на границу между stapes и extracolumella и по внешности напоминающая расчленение, имеющееся у ящериц. Extracolumella развивается у Hynobiidae в мезенхимном сгущении, идущем от закладки stapes к краю чешуйчатой кости и затем вдоль задней стенки нёбно-квадратного хряща до гиоквадратной связки.

Если stapes представляет собой по происхождению pharyngohyale и, во всяком случае, вентральную головку подвеска кистеперых рыб, то extracolumella является гомологом самого подвеска (epihyale) с его дорсо-латеральной головкой. Эта гомология считается уже почти общепринятой для рептилий. Однако у хвостатых амфибий (Hynobiidae) она подтверждается еще более ясным сходством положения и связей. Дорсальная головка столбика Hynobiidae прикрепляется к заднему краю чешуйчатой кости в области начала горизонтального полукружного канала слуховой капсулы. У кистеперых рыб (Ectosteorhachis) дорсальная головка подвеска причленялась к боковому ушному выступу черепа (proc. paroticus), который лежит у основания горизонтального полукружного канала — положение, несомненно, сходное. Различие лишь в том, что у Hynobiidae околоушные отростки черепа редуцированы.

Таким образом, оба прикрепления столбика Hynobiidae к черепу — медиальное (stapes) и дорсальное (головка столбика) — занимают положение на черепе, сходное с обоими причленениями подвеска кистеперых рыб. Между ними в обоих случаях проходит боковая вена головы. От головки столбика в вентро-латеральном направлении параллельно задней стенке нёбно-квадратного хряща и до его гиоидного отростка идет «вентральный хрящевой стержень» (рис. 1 и 5). Положение этого стержня вполне сходно с положением подвеска (hyomandibulare) рыб. Своим вентральным концом он связан с хрящом, развивающимся в основании гиоквадратной связки, а следовательно, и с нёбно-квадратным хрящом, к которому она прикрепляется. У костных рыб вентральный конец подвеска обычно связан посредством symplecticum с quadratum и посредством interhyale — с hyoideum. Symplecticum и у рыб не представляет вполне самостоятельного отдела гиоидной дуги — он развивается в результате вторичного отчленения от подвеска, вместе с которым он закладывается как одно хрящевое целое. Связь подвеска с нёбно-квадратным хрящом у рыб также бывает весьма тесной. Нередко он оказывается на ранних стадиях развития спаянным своим нижним концом с нёбно-квадратным хрящом (Polypterus, Clupea, Amiurus, Ictolurus и др.). Эта связь является выражением тесных взаимоотношений между обеими первыми висцеральными дугами, установившихся не только у высших рыб, но и у низших хрящевых и хрящекостных рыб в форме их обычной гиостилии.

Следовательно, «вентральный хрящевой стержень» вместе с дорсальной головкой столбика и по положению и по связям вполне гомологичен подвеску рыб. Он сохранил у личинок Hynobiidae свою исходную форму

и типичные соотношения в гораздо большей мере, чем у каких-либо других наземных позвоночных. Гиоидный отросток нёбно-квадратного хряща по происхождению также относится к гиоидной дуге. При его посредстве: 1) происходит соединение с quadratum и 2) осуществляется связь через гиоквадратную связку с нижним отделом подъязычной дуги — гиоидом. В первом он занимает положение и выполняет функцию symplecticum, во втором он сходен с interhyale и дополняет его. Очевидно, гиоидный отросток есть продукт разрастания symplecticum рыб.

Остается сказать несколько слов об отношении этих частей скелета к гиомандибулярной ветви лицевого нерва. У осетровых рыб она выходит на поверхность, огибая подвесок сзади. Совершенно так же она проходит и у Hynobiidae (как и у других наземных позвоночных). Однако амфибии, несомненно, не связаны близким родством с хрящекостными рыбами. Между тем почти у всех высших рыб, в том числе у кистеперых, гиомандибулярный нерв проходит через канал, или отверстие, в самом подвеске. У Hynobiidae этот нерв проходит в выемке заднего края вентрального хрящевого стержня. Эта выемка могла бы рассматриваться как остаток отверстия, вскрывшегося вследствие редукции задней части подвеска. Подтверждением этому предположению, казалось бы, может служить факт прохождения гиомандибулярного нерва через мезенхимную закладку, а в двух случаях у Hynobius — и через ясно очерченное отверстие в вентральном стержне (рис. 1), т. е. в подвеске. Однако такое прохождение нерва имеет, несомненно, вторичный характер и прямо с отношениями, имеющимися у кистеперых рыб, несравнимо. Таким образом, у Hynobiidae, как и у всех наземных позвоночных, гиомандибулярный нерв огибает столбик уха всегда сзади. Такое прохождение нерва объясняется без особых трудностей редукцией задней части подвеска.

В свете фактов, обнаруженных в личиночном развитии Urodela — Hynobiidae, находят свое объяснение некоторые соотношения, описанные ранее у ряда стегоцефалов и ископаемых рептилий. У весьма примитивных стегоцефалов — Megalocephalus (Orthosaurus) имелась на задней стенке quadratum ямка, служившая, очевидно, для причленения большого вентрального отростка слуховой косточки (D. M. Watson, 1926). Последняя частью сохранилась. В своей дорсальной части она окостеневала и с одной стороны упиралась в ямку (на месте овального окна) на стенке слуховой капсулы, а с другой стороны — свободно кончалась в ушных вырезках черепа, где располагалась барабанная перепонка. Предполагаемый отросток, причленявшийся к quadratum, оставался, очевидно, хрящевым. По положению он в точности соответствовал вентральному хрящевому стержню Hynobiidae. В других случаях на нижнем конце quadratum сзади располагался небольшой выступ с шероховатой поверхностью — tuberculum supratrochleare (у Benthosuchus, по Быстрову и Ефремову, 1940), который, вероятно, нес хрящевой отросток, сравнимый с гиоидным отростком хвостатых амфибий.

Для сравнения с хвостатыми амфибиями в высшей степени интересным является, однако, Dvinosaurus как неотеничная форма стегоцефалов, утратившая ушную вырезку, а следовательно, и барабанную перепонку. Слуховая косточка Dvinosaurus (Сушкин, 1927, 1936; Быстров, 1938) очень массивна. Ее расширенный медиальный конец упирался, очевидно, в овальное окно (лежало в хряще и потому не сохранилось). Более узкий латеральный конец разделялся на две ветви. Небольшой дорсальный отросток направлялся дорсо-латерально к краю табличной кости, где, вероятно, подвешивался при помощи связки к хрящевым околоушным выступам черепа (proc. paroticus). Массивный вентральный отросток был направлен вентро-латерально к quadratum. Его шероховатая поверхность переходила, вероятно, в хрящ. П. П. Сушкин предполагал, что хрящ соединялся при помощи длинной связки с концом гиоида. А. П. Быстров думает, что хрящ переходил в широкую связку, соединявшую его с quadratum, как у

аксолотля и других хвостатых амфибий. В свете данных, обнаруженных у Hynobiidae, следует думать, что вентральный отросток слуховой косточки переходил у Dvinosaurus в массивный хрящевой стержень, подходивший сзади к quadratum и направлявшийся параллельно его задней стенке до места прикрепления гиоквадратной связки. Вероятно, эта связь осуществлялась через посредство хрящевого гиоидного выступа.

У других стегоцефалов обычно имелась ушная вырезка, в которой помещалась барабанная перепонка. В этих случаях дистальный конец столбика заканчивался свободно в ушной вырезке, где очевидно, хрящом соединялся с барабанной перепонкой. Иногда дистальный конец, однако, образует развилку, и небольшой дорсальный отросток направлен к околоушному выступу черепа и краю табличной кости (Trimerorchachis и Eryops, — по Сушкину, 1927; Edops, — по A. S. Romer, 1941). Других отростков не найдено, да и дорсальный отросток у стегоцефалов обычно отсутствовал.

Для древнейших рептилий имеются вновь указания на первичную связь столбика уха (columella) с quadratum. Так, у Captorhinus (Cotylosauria) имелась большая слуховая косточка в виде длинного, слегка изогнутого стержня. Основанием он упирался в овальное окно; немного отступя имелось отверстие для орбитальной артерии (art. stapedia). Далее латерально столбик изгибается по направлению к квадратной кости. На месте изгиба дорсальная выпуклость, вероятно, была связана с околоушным выступом черепа (proc. paroticus) и представляет, очевидно, остаток дорсальной головки подвеска кистеперых рыб и дорсального отростка столбика рептилий. Латеральный конец столбика кончался круглой головкой, сочленявшейся со специальной ямкой на задней поверхности quadratum. Барабанной перепонки, повидимому, не было, и весь столбик весьма сходен с личиночным столбиком Urodela — Hynobiidae. Тот же тип слуховой косточки имелся у Labidosaurus и у некоторых других котилозавров, у пеликозавров (Casea, Varanosaurus, Dimetrodon) и у териодонтов. В этих случаях нет ясного дорсального отростка. Однако у некоторых пеликозавров, как Ophiacodon, Sphenacodon, имелся мощный дорсальный отросток, доходивший до околоушных выступов черепа. В этом случае наиболее ярко выражено исходное двойное прикрепление слуховой косточки к черепу, унаследованное от кистеперых рыб с двойным прикреплением подвеска.

Однако и у современных рептилий (Sphenodon, ящерицы, крокодилы) первичные соотношения хорошо сохранились. По сравнению с Urodela — Hynobiidae столбик этих рептилий по общему положению и по внешности гораздо менее сходен с подвеском рыб. Это именно только относительно стройная и легкая слуховая косточка. Однако в ее тонких отростках и связках сохранились все типичные связи исходного подвеска. Собственно stapes гомологична stapes хвостатых амфибий (и представляет, вероятно, pharyngohyale). Ее положение в овальном окне соответствует медиальному причленению вентральной головки подвеска кистеперых рыб. Extracolumella рептилий гомологична хрящевому вентральному стержню личинок Hynobiidae и главной части подвеска (epihyale) с его дорсальной головкой у кистеперых рыб. Дорсальный отросток и intercalare рептилий отмечают дорсальное прикрепление подвеска. Чтобы провести сравнение в положении дорсального прикрепления столбика хвостатых амфибий, уточним его положение у рептилий. У ящериц (также Sphenodon) дорсальный отросток столбика прикрепляется посредством расширенной, впоследствии обособленной части — intercalare к слуховой области черепа у края чешуйчатой кости. При этом intercalare вклинивается между верхним концом quadratum (т.е. proc. oticus palatoquadrati) и околоушным выступом черепа — proc. paroticus. Последний представляет собой боковой выступ слуховой капсулы, лежащий у основания горизонтального полукружного канала. У хвостатых амфибий такого выступа нет, однако стенка слуховой

капсулы образует небольшой гребень на месте прикрепления ушного отростка нёбно-квадратного хряща. Непосредственно позади этого прикрепления к краю чешуйчатой кости подвешивается головка столбика. Она лежит как раз против передней части горизонтального полукружного канала и не касается здесь капсулы только потому, что здесь нет более значительного наружного выроста его стенки (т. е. proc. paroticus). Таким образом, головка на месте изгиба хрящевого стержня, соединяющаяся посредством связки с краем squamosum, представляет собой остаток дорсального отростка столбика рептилий. Весьма вероятно, что укорочение последнего шло параллельно и обусловлено редукцией боковых ушных выступов черепа.

Выступ столбика рептилий (extrastapediale), укрепляющийся в барабанной перепонке, отсутствует у хвостатых амфибий в связи с очевидно вторичной редукцией барабанной полости и перепонки.

Внутренний отросток столбика (processus internus) ящериц, осуществляющий у них связь столбика с quadratum, представлен у Urodela — Hynobiidae нижней частью вертикального хрящевого стержня. Нижний же отросток (proc. inferior s. infrastapediale), соединенный у рептилий связкой с концом гиоида, представлен у Hynobiidae также нижней частью стержня и гиоидным отростком. Возможно, однако, что и у рептилий, как у Hynobiidae, оба эти отростка представляют собой, в сущности, одно и то же образование (т. е. proc. inferior гомологичен proc. internus и представляет лишь результат его перемещения). Гомология всех этих частей у хвостатых амфибий и у рептилий представляется в общем ясной. Имеются различия лишь в соотношениях с гиомандибулярной ветвью лицевого нерва. У хвостатых амфибий весь этот нерв, как правило, выходит наружу под столбиком, т. е. из-под связи столбика с дорсальной головкой. У рептилий, как и у бесхвостых амфибий, он выходит наружу позади дорсального отростка, т. е. над его связью со stapes. Это можно объяснить следующим образом.

В связи с редукцией барабанной полости и перепонки при вторично-водном образе жизни extracolumella теряла свое значение и запаздывала в своем развитии. Звукопередача осуществлялась, во всяком случае у личинки, не через extracolumella. Stapes закладывалась раньше, чем extracolumella, и была связана у молодых личинок только мезенхимным сгущением со стенкой слуховой капсулы над боковой веной головы (как у Hynobius). Гиомандибулярный нерв менял у личинки свое положение, смещаясь в вентральном направлении впереди от дистального конца stapes. Развивающаяся позднее extracolumella (хрящевой стержень Hynobiidae) связывалась с концом stapes уже дорсально от гиомандибулярного нерва. Это объяснение находит подтверждение в процессах онтогенетического развития (запоздание в развитии extracolumella у Hynobiidae и ее полная редукция у большинства хвостатых амфибий). Оно становится весьма вероятным, если вспомнить, что у Proteidae только внутренняя челюстная ветвь (n. mandibularis internus) выходит наружу под связкой, соединяющей stapes с краем squamosum. Гиоидный нерв (n. hyoideus) выходит над этой связкой, т. е. занимает положение всего нерва по отношению к stapes у других наземных позвоночных. Если верно наше предположение о перемещении лицевого нерва на эмбриональных стадиях через мезенхимную еще связь между stapes и squamosum, то у Proteidae мы имеем, так сказать, остановку на полдороге — более глубокий n. mandibularis internus уже прошел через эту связь, а поверхностный n. hyoideus остался еще над связью. Имеются, однако, и более непосредственные доказательства перемещения гиомандибулярного нерва в вентральном направлении. Так, прямым подтверждением нашего предположения являются описанные нами случаи прохождения этого нерва через закладку столбика (рис. 1 и 2). В одном случае — у личинки Hynobius через отверстие в закладке проходит гиоидная ветвь нерва (вместе с наружной че-

люстной), а внутренняя челюстная ветвь проходит снизу. Так как эта закладка у всех почти хвостатых амфибий, в том числе у Proteidae, дает связку (lig. squamoso-stapediale), то прохождение нерва отличается в данном случае от его прохождения у Proteidae лишь тем, что у данной личинки гиоидный нерв проходит сквозь связку, а у протеев над нею. В другом случае — у большей личинки Hynobius весь гиомандибулярный нерв проходит через отверстие в хрящевом стержне, занимая, следовательно, промежуточное положение между положением у хвостатых амфибий и у других наземных позвоночных. Наконец, еще в одном случае через отверстие в стержне проходит уже только наружная челюстная ветвь (n. lateralis), между тем как гиоидная и внутренняя челюстная ветви выходят под столбиком, как у большинства личинок. Таким образом, в ин-

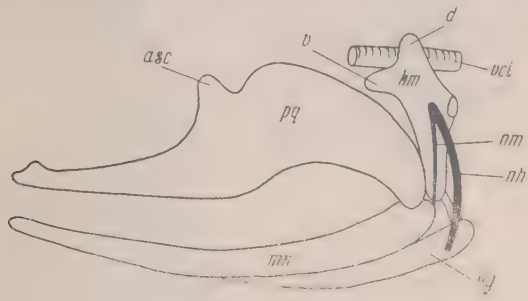



Рис. 15. Схема челюстной и гиоидной дуг кистеперой рыбы

*asc* — восходящий отросток нёбно-квадратного хряща, *d* — дорсальная сочленовная головка подвеска, *hy* — гиоид, *hm* — подвесок (hyomandibulare), *mk* — мекелев хрящ, *nh* — гиоидная ветвь, *nm* — внутренняя челюстная ветвь гиомандибулярного нерва, *pq* — нёбно-квадратный хрящ, *v* — вентральная головка подвеска, *vcl* — боковая вена головы

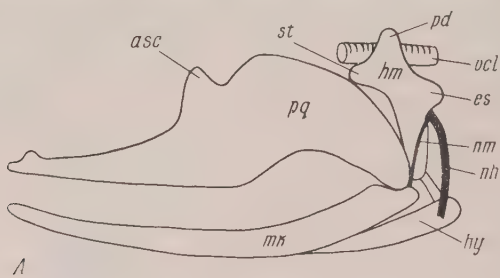
дивидуальных вариациях у личинок Hynobius зафиксированы все промежуточные фазы перемещения гиомандибулярного нерва через связь между слуховой косточкой и ее наружным продолжением (extracolumella).

Установленные нами соотношения могут быть пояснены следующими схемами, изображающими челюстную и гиоидную дуги кистеперых рыб и низших наземных позвоночных. При необходимости изображения в одной плоскости пришлось для большей наглядности допустить в этих схемах некоторые искажения в положении верхней половины гиоидной дуги. Вентральная головка подвеска и гомологичная ей часть слуховой косточки помещены впереди от дорсальной головки, между тем как в действительности они располагаются под дорсальной головкой медиально. Соответственно и extrastapediale изображено на схемах позади остальных частей. В действительности оно лежит латерально. Следовательно, дорсальную часть гиоидной дуги следует себе представить повернутой на 90°, т. е. в положении, перпендикулярном к плоскости рисунка.

На рис. 15 изображены соотношения у кистеперой рыбы. Рис. 16, *A* показывает исходное положение для амфибий. Отличие от кистеперых рыб лишь в том, что гиомандибулярный нерв выходит наружу не через отверстие в подвеске, а позади него. Вентральная головка подвеска преобразуется в базальную часть слуховой косточки (stapes). Латерально, над выходом нерва, развивается наружная связь с барабанной перепонкой (extrastapediale, — быть может, на месте крышечного отростка подвеска). Рис. 16, *B* дает схему соотношений у стегоцефалов. Положение гиомандибулярного нерва показано в соответствии с его положением у бесхвостых амфибий. У хвостатых амфибий оно изменено вторично, как показывают переходы у протеев и варианты у личинок Hynobius. Из хвостатых амфибий наиболее полно развита слуховая косточка у Hynobiidae

(рис. 17, *A*). Она отличается от слуховой косточки стегоцефалов отсутствием extrastapediale (вследствие вторичной редукции барабанной полости и перепонки) и положением нерва — выходящего из-под stapes. Рис. 17, *B* дает схему соотношений у большинства хвостатых амфибий. От всей дорсальной части гиоидной дуги остается лишь основание stapes и связка, соединяющая его с чешуйчатой костью.

Для полноты сравнения я привожу еще две схемы для рептилий. Рис. 18, *A* показывает исходные соотношения. Отличие от первичных



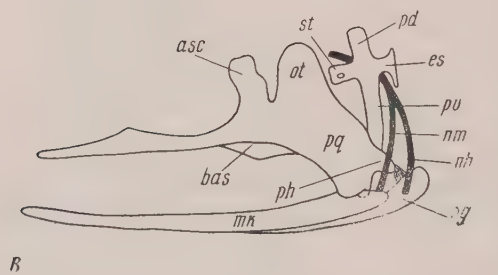




Рис. 16. Схемы челюстной и гиоидной дуги: *A* — соотношения, исходные для амфибий, *B* — схема для стегоцефалов

*bas* — базальный отросток нёбно-квадратного хряща (кости), *es* — extrastapediale, *ot* — ушной отросток нёбно-квадратного хряща, *pv* — вентральный отросток столбика, *ph* — гиоидный отросток, *st* — медиальная часть слуховой косточки (stapes), *pd* — дорсальный отросток stapes, охватывающий боковую вену. Остальные обозначения см. на рис. 15

амфибий лишь в том, что extrastapediale развивается не над выходом нерва, а под ним, между обеими его ветвями (это гипотеза, но она дает наиболее простое решение вопроса о различном положении extrastapediale и барабанной полости у амфибий и у рептилий).

## Выводы

1. Развивающийся у Hynobiidae в связи с дистальным концом stapes «вентральный хрящевой стержень» занимает положение, характерное для подвеска рыб. Вместе с тем он, очевидно, соответствует extracolumella рептилий.

2. Гиомандибулярный нерв выходит на поверхность позади хрящевого стержня, как у всех наземных позвоночных. Это объясняется, очевидно, редукцией задней части подвеска (как у осетровых). Однако, в отличие от других наземных позвоночных, он проходит у хвостатых амфибий под связью между stapes и extracolumella, а не над нею. Промежуточное положение у Proteidae, а также — в виде вариантов — у Hynobius показывает, что у хвостатых амфибий нерв вторично переместился через указанную связь в вентральном направлении.

3. Закладка stapes занимает характерное положение на слуховой капсуле между внутренней сонной артерией и боковой веной головы. Отходящая непосредственно позади этой закладки ветвь сонной артерии — art. orbitalis проходит вперед либо под нею, либо — у Ranodon — иногда через отверстие в stapes. В последнем случае она занимает положение типичной art. stapedia рептилий и млекопитающих.

4. Боковая вена головы ложится на основание слуховой косточки с дорсальной ее стороны. У Hynobius здесь развивается хрящевой дорсальный отросток, который частично или полностью охватывает эту вену.

5. У хвостатых амфибий от дорсальной стенки первой висцеральной складки развивается небольшой эпителиальный вырост, который сравнивался с провизорной закладкой зобной железы. У Hynobiidae он имеет более значительную массу, сохраняет иногда надолго связь с глоточным эпителием, располагается непосредственно позади нёбно-квадратного хряща и дает нередко начало изолированным эпителиальным пузырькам.

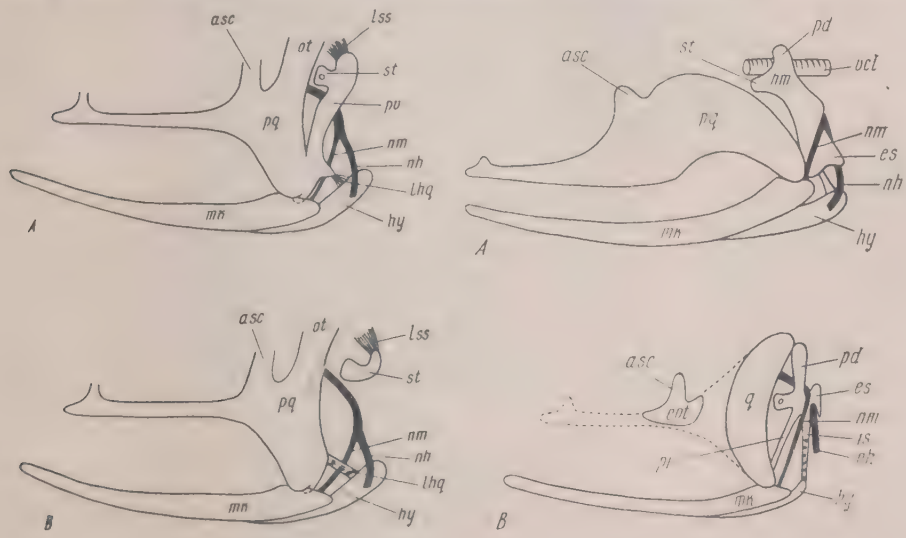



Рис. 17 Рис. 18

Рис. 17. Схемы соотношений челюстной и гиоидной дуг у хвостатых амфибий: *A* — Hynobiidae, *B* — прочие Urodela

*lhq* — гиоквадратная связка, *lss* — сквамозо-стапедиальная связка. Остальные обозначения см. на рис. 15 и 16

Рис. 18. Схемы соотношений челюстной и гиоидной дуг. *A* — положение, исходное для рептилий, *B* — схема для современных ящериц

*ept* — эпиптеригоид, *ls* — Infrastapediale, *pl* — processus internus, *q* — квадратная кость. Остальные обозначения см. на рис. 15 и 16

По положению и по способу развития эти закладки сходны с закладкой барабанной полости у бесхвостых. Они являются, несомненно, ее рудиментами.

6. В слуховой области молодых личинок Ranodon в непосредственном соседстве с закладкой слуховой косточки находятся очень часто группы миобластов. У более развитых личинок Hynobiidae в качестве индивидуальной вариации наблюдаются иногда вполне оформленные мышечные пучки, прикрепляющиеся к stapes. Они имеют различное положение, но всегда обнаруживают генетическую связь с m. depressor mandibulae. Эти закладки могут быть только рудиментами m. stapedius.

7. Гомология слуховой косточки и прилежащих частей скелета Hynobiidae с подвеском рыб совершенно ясна. Собственно stapes соответствует вентральной головке подвеска кистеперых рыб и представляет собой, вероятно, pharyngohyale. Дорсальная головка подвеска у хвостатых ам-

фибий подверглась редукции, так же как редуцированы и околоушные выступы черепа. Связь между этими частями сохранилась в виде lig. squamoso-stapediale. Вентральный стержень — proc. ventralis columellae гомологичен большей части подвеска (точнее — epihyale). Гиоидный отросток нёбно-квадратного хряща представляет собой нижний конец подвеска, обособленный у костных рыб в виде symplecticum. Гиоквадратная связка, вероятно, гомологична interhyale. У других хвостатых амфибий все эти части редуцированы. Остается лишь stapes и очень мощная связка — lig. squamoso-stapediale. Кроме того, сохраняется и гиоквадратная связка.

8. Сравнение со стегоцефалами и рептилиями также не встречает особых затруднений. Гомология stapes, конечно, ясна. Дорсальный отросток у хвостатых амфибий редуцируется и замещается связкой — lig. squamoso-stapediale. Extrastapediale редуцировано в связи с редукцией барабанной перепонки. Вентральный стержень — proc. ventralis columellae имелся и у некоторых стегоцефалов (Megalocephalus, Dvinosaurus) и у примитивнейших рептилий (Captorhinus и др.). У современных рептилий ему соответствует, очевидно, proc. internus columellae. Гиоидный отросток имелся и у стегоцефалов — на это указывает наличие шероховатого бугорка на quadratum. Гиоидный отросток, вероятно, гомологичен нижнему отростку (proc. inferior) рептилий. Последний сохранил свою связь с гиоидом, но занял, очевидно вторично, более дорсальное положение на самом столбике.

9. Хвостатые амфибии произошли от стегоцефалов, имевших очень примитивный аппарат звукопередачи, который состоял из columella с двойным причленением (stapes и proc. dorsalis) к черепу и с большим proc. ventralis. Последний занимал положение hyomandibulare рыб и причленялся своим нижним концом к quadratum у места прикрепления гиоквадратной связки (или interhyale). У этих предковых форм имелась барабанная полость и стапедиальная мышца и, следовательно, столбик уха служил для передачи звуковых колебаний воздуха, воспринимавшихся барабанной перепонкой.

### Литература


Быстров А. П., 1938. Dvinosaurus als neotenische Form der Stegocephalen, Acta Zool., Stockholm, 19.

Быстров А. П. и Ефремов И. А., 1940. Benthosuchus Sushkini — лабиринтодонт из эотриаса. Тр. Палеонтол. ин-та, 10.

Сушкин П. П., 1927. Mandibular and hyoid arches in early Tetrapoda, Paläontol. Zschr., 8.—1936. Notes on the pre-jurassic Tetrapoda from Russia, III. Dvinosaurus, Тр. Палеозоол. ин-та.

Шмальгаузен И. И., 1923. Der Suspensorialapparat der Fische und das Problem der Gehörknöchelchen, Anat. Anz., 56. — 1953. Развитие артериальной системы головы у хвостатых амфибий, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 4. — 1955. Развитие висцеральной мускулатуры у хвостатых амфибий, там же, т. XXXIV, вып. 1. — 1956. Развитие аппарата звукопередачи у хвостатых амфибий семейства Hynobiidae, там же, т. XXXV, вып. 3.

Drüner L., 1904. Studien zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskeln der Urodelen, Zool. Jb. Anat., 19.

Maurer F., 1888. Schilddrüse, Thymus und Kiemenreste bei Amphibien, Morphol. Jb., 13.

Romer A. S., 1941. Notes on the crossopterygian hyomandibular and brain case, J. Morphol., 69.

Säve-Söderbergh G., 1936. On the morphology of triassic stegocephalians from Spitzbergen, Kungl. Svenska Vetenskapsakad., Handl. III, 16.

Spemann H., 1898. Über die erste Entwicklung der Tuba Eustachii und des Kopfskelettes von Rana temporaria, Zool. Jb., 2.

Versluys J., 1904. Entwicklung der Columella auris bei den Lacertilien, Zool. Jb. Anat., 19.

Villy F., 1890. The development of the ear and the accessory organs in the common frog, Quart. J. micr. Sci., 30.

Watson D. M., 1926. The evolution and origin of the Amphibia, Philos. Trans. Roy. Soc. London, B. 214.

Westoll T. S., 1943. The hyomandibular of Eusthenopteron and the tetrapod middle ear, Proc. Roy. Soc. B., vol. 131, No. 865.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXXV 1956 ВЫП. 7

# К ВОПРОСУ О МЕХАНИКЕ ПОЛЕТА ПТИЦ

Г. С. ШЕСТАКОВА
Институт морфологии животных АН СССР

Полет чайковых птиц неоднократно привлекал внимание исследователей — орнитологов, стремящихся понять различия в строении органов полета птиц, и аэродинамиков, интересующихся механикой полета птиц.

Чайковые птицы, благодаря своей величине, относительно медленному полету и использованию как машущего, так и скользящего и парящего полета, представляют собою, действительно, очень подходящий для этих целей объект. В статье «Морфологические основы различий полета у разных видов чайковых птиц» (1953) мною были разобраны различия в полете у разных видов, обусловленные их экологическими особенностями. Настоящая статья посвящена механике полета, в частности динамике крыльев чайковых птиц при различных формах их полета, т. е. при установившемся полете (скольжении, парении, машущем полете), при неустановившемся полете (взлете, посадке) и при трепетании птицы на одном месте («висении» в воздухе).

Поскольку скольжение и парение, с точки зрения аэродинамики, являются наименее сложными формами полета, они лучше изучены. Однако и здесь еще многое неясно. В частности, продувка птиц в аэродинамической трубе с целью определения качества крыльев птиц дает явно заниженные результаты. Это объясняется, видимо, тем, что используемые для продувки мертвые птицы не сохраняют настоящей формы, перья теряют свою эластичность, профиль не используется надлежащим, наиболее выгодным образом.

В основе машущего полета лежит образование аэродинамических сил при помощи мускульной энергии — активного опускания и поднимания крыльев. Птицы, как и другие животные, не могут использовать беспрестанное вращательное движение. Их органы движения — крылья производят чередующиеся колебательные движения вверх и вниз. Поэтому на концах движения в верхнем и нижнем положении крыльев, особенно если крылья длинные и тяжелые, должно бы иметь место сильное действие инерции, способное поглотить всю двигательную силу крыльев. Это объясняет нам многое в строении крыльев птиц: их легкость и одновременно прочность, эластичность, сосредоточение мускулов в основании крыла и замену мускулов на концевом отделе сухожилиями. Вся основная мускулатура расположена на грудине, концы крыльев облегчены. Но главным приспособлением к обезвреживанию действия инерции при смене направлений движения крыла служит щелевое строение крыла.

В крыле различают два отдела — проксимальный, или внутренний, образованный плечом и предплечьем, который служит несущей поверхностью и выполняет, таким образом, ту же роль, что и крылья самолета, и дистальный — концевой, или вершинный, называемый также часто пропеллирующим, образованный кистью и создающий тягу; его можно сравнить с лопастью пропеллера.

В группе чайковых птиц, как мною подробно разобрано в специальной статье (1953), у собственно чаек бо́льшую длину имеет несущий отдел, в

группе крачек — вершинный, пропеллирующий отдел. Эти различия связаны с особенностями полета птиц — способностью к парению чаек и приспособлением к трепетанию на одном месте крачек — и определяют различия в динамике их крыльев.

В машущем полете птиц надо различать две основные формы — установившийся и неустановившийся полет (взлет, посадка, виражи), которые характеризуются своеобразными особенностями механики полета. Особое место занимает полет на одном месте (или «висение» в воздухе), который мог бы быть отнесен к установившемуся полету, но по своей механике близок к неустановившемуся полету.

Использование киносъемки, особенно скоростной, наряду с наблюдениями над живыми птицами, позволило выявить ряд деталей движения крыла, неуловимых до применения этого метода исследования, и составить определенную картину. В этом отношении большой интерес представляют недавние работы Сторера (J. H. Storer, 1948), Емихена (E. Oehmichen, 1950) и Брауна (R. H. Y. Brown, 1953), где на основании киносъемки проводится анализ движения крыла с точки зрения образования им аэродинамических сил.

В настоящее время не существует разногласия в отношении понимания функции проксимального отдела как функции несущей поверхности и функции дистального отдела — образования главным образом тяги, хотя этот отдел продуцирует, несомненно, и подъемную силу. Эта разнозначимость двух отделов крыла объясняет нам совершенно различную динамику проксимального и дистального отделов крыла.

При установившемся полете положение туловища и хвоста птицы горизонтальное, ноги подтянуты и прижаты к телу, движение крыльев происходит сверху-сзади вниз-вперед, под небольшим углом к вертикальной оси, который определяется установочным углом[1] крыльев. У чаек установочный угол крыла колеблется между 11 (у чайки-хохотуньи) и 30° (у малой чайки), у крачек — между 33 (у речной крачки) и 47° (у малой крачки).

Взмах, который заключается в движении крыла вниз и последующем подъеме его, происходит, как это видно на фотографиях, изготовленных с киноленты (рис. 1 и 2), следующим образом. В своем высшем положении крылья полностью развернуты и подняты вверх. Передний край крыла обращен вперед, верхние поверхности обоих крыльев повернуты друг к другу. Оба отдела крыла — проксимальный и дистальный — расположены в одной плоскости. Опускание обоих отделов крыла начинается одновременно. Вершина крыла, как отдел наиболее отдаленный от места соединения крыла с туловищем и имеющий поэтому наибольшую скорость, а кроме того, образованный гибкими перьями, с самого начала опускания крыла начинает пронировать[2] (рис. 1,*3*).

Это пронирование происходит под действием давления снизу воздуха, который — в результате расположения продольной оси вращения крыла близ переднего края его — поднимает задний край концевого отдела крыла. Процесс пронирования начинается с конца кисти и распространяется затем на весь дистальный отдел крыла. Проксимальный отдел крыла в это время в результате наклонного движения крыла слегка супинирует.

Вращение в противоположных направлениях проксимального и дистального отделов крыла приводит к тому, что крыло оказывается перекрученным. Наибольшего перекручивания оно достигает при приблизительно горизонтальном положении (рис. 1, *6* и рис. 3).

У чайковых птиц опускание проксимального отдела крыла при установившемся полете на этом оканчивается. Дистальный же отдел продолжает

---

[1] Установочным углом называется угол между хордой крыла у его основания и продольной осью тела птицы.

[2] Пронацией называется вращение крыла вокруг его продольной оси передним краем вниз, супинацией — вращение передним краем вверх.

Рис. 1

Рис. 2

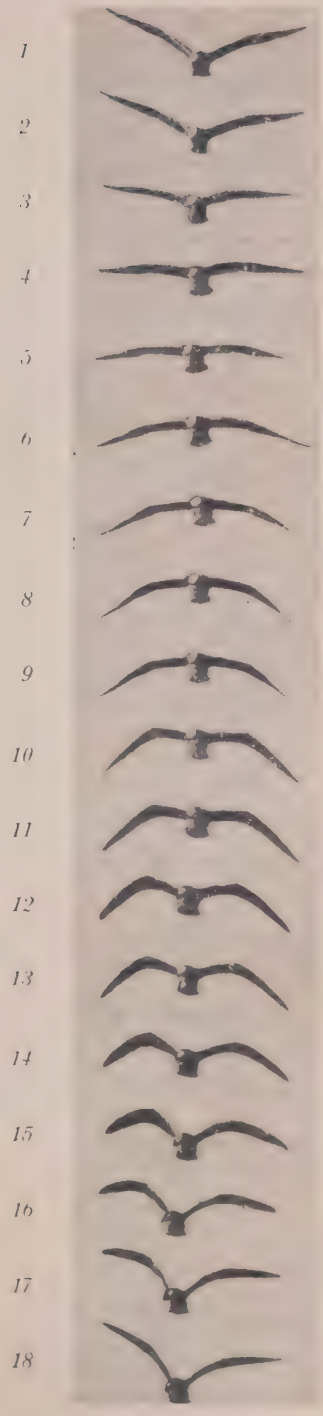



Рис. 3

**Рис. 1. Взмах крыльев при установившемся полете чайки**

*1—18*—последовательные моменты движения крыльев (киносъемка)

**Рис. 2. Взмах крыльев при установившемся полете чайки**

*1—18*—последовательные моменты движения крыльев (киносъемка)

Рис 3 Перекручивание (пронация) крыла при его опускании при установившемся полете чайки

Рис. 4

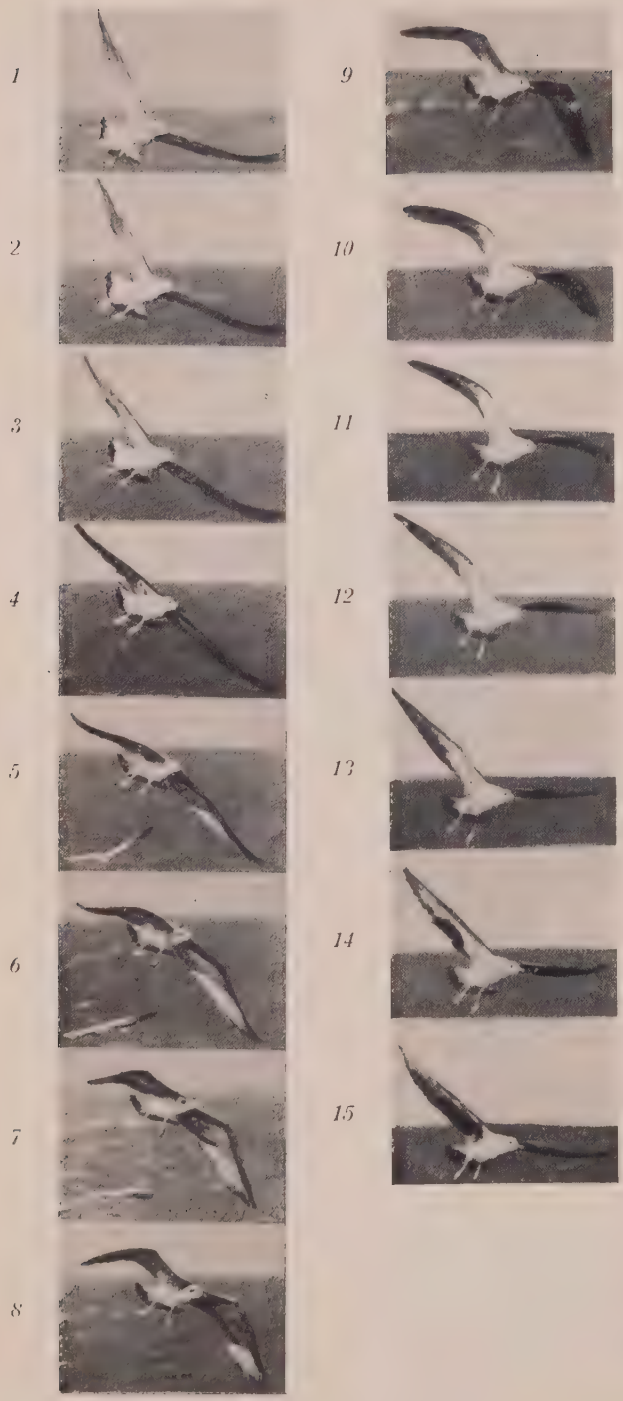



Рис. 5

Рис. 6

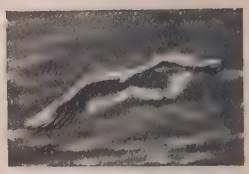


Рис. 7

Рис. 4. Взмах крыльев при неустановившемся полете чайки

*1—15*—последовательные моменты движения крыльев (киносъемка)

Рис. 5. Перекручивание (пронация) крыла чайки при подъеме крыла. Неустановившийся полет

*1—5*—последовательные моменты движения крыльев (киносъемка)

Рис. 6. Щели между маховыми перьями при подъеме крыла. Неустановившийся полет чайки

Рис. 7. Отодвигание крылышка при подъеме крыла. Неустановившийся полет чайки

Рис. 8

Рис. 9

Рис. 8. Взмах крыльев при установившемся полете крачки
*1 – 13* – последовательные моменты движения крыльев (киносъемка)

Рис. 9. Взмах крыльев при неустановившемся полете крачки
*1 – 15* – последовательные моменты движения крыльев (киносъемка)

Рис. 10

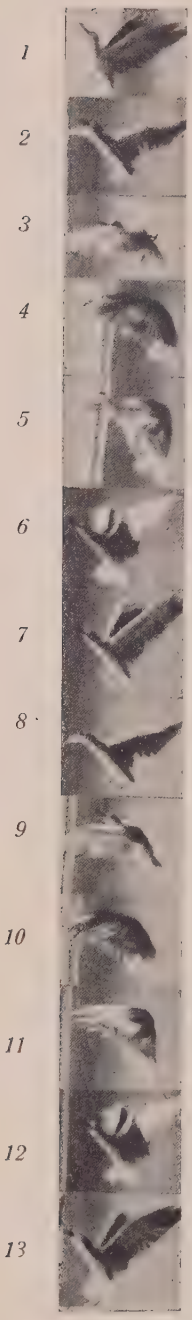



Рис. 11

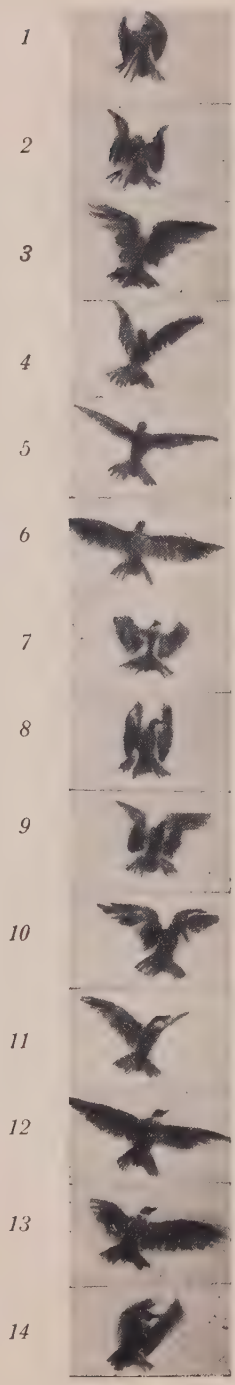



Рис. 12

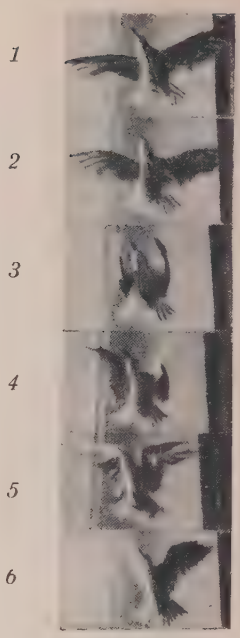



Рис. 13

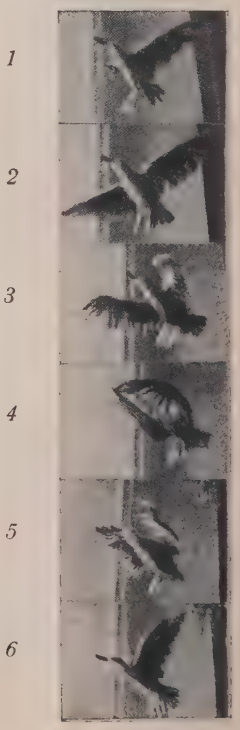



Рис. 10. Взмах при трепетании крачки на одном месте. Вид сбоку

*1—13* — последовательные моменты движения крыльев (киносъемка)

Рис. 11. Взмах крыльев при трепетании крачки на одном месте. Вид со спинной стороны

*1—14* — последовательные моменты движения крыльев (киносъемка)

Рис. 12. Взмах крыльев при трепетании крачки на одном месте. Вид с брюшной стороны

*1—6* — последовательные кадры (киносъемка)

Рис. 13. Взмах при трепетании крачки на одном месте. Вид снизу-сбоку

*1—6* — последовательные кадры (киносъемка)

опускаться, но при этом происходит приведение кисти и предплечья (обычно называемое сгибанием крыла) (рис. 1, *9—10*).

Вследствие того, что строение кистевого сустава допускает опускание кисти только при ее приведенном состоянии, вершина крыла при опускании супинирует. Движение вершинного отдела направлено в это время вниз-вперед. Нижняя поверхность концевого отдела обращена в этой фазе опускания крыла вперед-внутрь (рис. 1, *10—12*).

Затем начинается поднимание проксимального отдела крыла и постепенное возвращение его к исходному высшему положению. Подъем этого отдела крыла сопровождается небольшой пронацией, обеспечиваемой мускулами, поднимающими крыло.

Но в то время как проксимальный отдел уже начал подниматься, дистальный отдел продолжает опускаться, одновременно супинируя (рис. 1, *13*). Получается сильно изогнутый продольный профиль крыла, при котором угол между внутренним и наружным его отделами достигает у чаек при установившемся полете 120—140°. В этой фазе взмаха оба отдела крыла сильно супинированы. Нижняя поверхность дистального отдела обращена внутрь-вниз.

Вслед за этим начинается следующая фаза взмаха — поднимание вершинного отдела кисти. Проксимальный отдел продолжает слегка пронировать, дистальный — супинировать (рис. 1, *14, 15*).

Далее следует распрямление крыла и поднятие кисти — возвращение ее в плоскость проксимального отдела, в исходное высшее положение. Эта фаза сопровождается пронацией вершины крыла (рис. 1, *16—18*). Выпрямленное в верхнем положении крыло обращено снова своим передним краем вперед.

Угловая амплитуда взмаха всего крыла при установившемся полете у чайки серебристой, например, 35—45°. При этом 24—26° приходятся на траекторию движения крыла выше горизонтального. Проксимальный отдел опускается очень незначительно за горизонтальную плоскость. Кистевой отдел в самом низком его положении при установившемся полете образует с горизонтальной плоскостью угол приблизительно в 15—20°.

Как при подъеме, так и при опускании крыла проксимальный отдел имеет все время положительный угол атаки. Но величина угла в продолжение взмаха меняется. При подъеме этого отдела крыла у чайковых птиц происходит небольшое раздвигание второстепенных маховых — образование между ними щелей. Вследствие положительного угла атаки в проксимальном отделе крыла на протяжении всего взмаха образуется подъемная сила, бо́льшая при опускании крыла, меньшая — при его поднимании.

Опускание проксимального отдела крыла производится самым крупным мускулом крыла — m. pectoralis, который, беря начало на грудине, ключице и membrana sterno-coraco-clavicularis, заканчивается на нижней поверхности переднего гребня и отчасти на самой плечевой кости. Поэтому сокращение этого мускула должно было бы вызывать, кроме опускания, пронацию крыла. Строение плечевого сустава, однако, таково, что при полностью развернутом крыле вращение плечевой кости вокруг ее продольной оси очень незначительно. Пронация плеча почти не имеет места, супинация происходит, но очень ограниченно [по данным Си (M. Sy, 1936), у мертвого голубя — максимально 30°, у живой птицы — значительно меньше]. Из мускулатуры крыла супинацию плечевой кости производит только m. coraco-brachialis. Но это очень небольшой мускул, действие которого не может обеспечить происходящей супинации проксимального отдела при опускании крыла. Мне думается, что увеличивающуюся супинацию внутреннего отдела крыла по мере его опускания нужно объяснять тем, что крыло находится под определенным установочным углом к туловищу птицы. Это уже само по себе определяет постоянное супинированное положение проксимального отдела крыла и положительный угол атаки.

При взмахе же вниз, вследствие наклонного движения крыла (сверху-сзади вниз-вперед), крыло по мере опускания приобретает больший угол атаки. В результате создается впечатление вращения проксимального отдела — супинации.

Таким образом, в движении кистевого отдела крыла при взмахе можно различать следующие фазы: 1) опускание и пронация кисти; 2) сгибание, опускание и супинация; 3) поднимание, распрямление и пронация. Пронация кисти при подъеме крыла происходит быстро и занимает приблизительно пятую часть времени взмаха.

Посмотрим теперь, каково положение разных отделов крыла во время взмахов в отношении воздушных потоков, обтекающих крыло при машущем полете. Как уже было указано, при опускании вершинного отдела, т. е. кисти, до горизонтального положения, происходит пронация, начинающаяся с конца крыла и распространяющаяся к основанию кисти. В результате этого углы атаки на протяжении кистевого отдела крыла, по мере опускания его вплоть до горизонтального положения, уменьшаются к вершине крыла. В соответствии с этим можно было бы ожидать уменьшения аэродинамических сил по направлению к концу крыла. Но поскольку по мере отдаления от центра вращения скорость крыла увеличивается и, следовательно, увеличиваются аэродинамические силы, уменьшение угла атаки к вершине крыла является компенсацией увеличения скорости и позволяет крылу иметь одинаковые аэродинамические силы на всем своем протяжении. Положительный угол атаки всех сечений крыла в этой фазе взмаха обеспечивает образование подъемной силы. Но главным образом — вследствие наклона результирующей аэродинамической силы вперед — это период наибольшего образования тяги.

Однако эта картина совершенно изменяется при дальнейшем опускании крыла, когда продолжает опускаться только его дистальный отдел. Строение кистевого сустава позволяет опускание дистального отдела относительно проксимального только при согнутой, точнее — отведенной назад, кисти. Как указывалось, в это время происходит супинация кисти, что обусловливает создание положительного угла атаки и обеспечивает, таким образом, образование подъемной силы.

Далее начинается пронация дистального отдела крыла, в результате которой угол атаки уменьшается. В этот период происходит уменьшение подъемной силы на дистальном отделе крыла. Проксимальный отдел в это время продуцирует попрежнему подъемную силу.

В нижнем положении кисти большие маховые перья расположены вершинами вниз, а затем назад, вдоль встречных потоков воздуха. Угол атаки — около 0°. Вследствие такого расположения маховых крыла дистальный отдел оказывает в этой фазе взмаха очень малое лобовое сопротивление. Можно думать, что с задачей уменьшения сопротивления связано образование в этот момент щелей между маховыми, которые облегчают обтекание воздухом этого отдела и играют в этом отношении особенно важную роль при распрямлении кисти и возврате ее в высшее, исходное положение.

Заметно изменяется характер движения крыла при неустановившемся полете чаек (взлете, посадке, трепетании на одном месте). Крыло в этих случаях движется в целом с большей амплитудой взмаха. Верхнее положение вершины крыла — 50—55° над горизонтальным, нижнее — 40—45° ниже горизонтального и образует угол приблизительно в 105° с плоскостью проксимального отдела.

Как это можно видеть на кадрах киносъемки неустановившегося полета чайки (рис. 4), движение крыла представляется при неустановившемся полете в следующем виде: 1) опускание крыла, сопровождающееся небольшой супинацией проксимального отдела и пронацией дистального отдела; 2) сгибание, точнее — приведение крыла, опускание и супинация кистевого отдела и поднимание проксимального отдела; 3) подни-

мание, распрямление (отведение) и пронация кисти — возвращение к исходному высшему положению.

Общий характер движения крыла при неустановившемся полете, таким образом, сходен с движением при взмахе в установившемся полете. Различия заключаются, помимо амплитуды взмахов, в том, что при неустановившемся полете значительно сильнее выражено вращательное движение кистевого отдела крыла — супинация при сгибании и опускании кисти, вызывающая увеличение угла атаки этого отдела, и последующая пронация, сопровождающая подъем и распрямление кисти (рис. 5). Пронация при подъеме крыла происходит настолько быстро, что при обычной киносъемке этот момент бывает смазан. Опускание крыла занимает вдвое больше времени, чем поднимание. При неустановившемся полете при подъеме крыла всегда бывают особенно хорошо выражены щели между маховыми перьями (рис. 4, *8* и рис. 6). В верхнем положении крыла при каждом взмахе неустановившегося полета бывает заметна щель между крылом и крылышком, т. е. происходит отодвигание крылышка (рис. 7).

Происходящее в нижнем положении кисти перекручивание, в результате которого нижняя поверхность кисти обращена вперед, определяет очень большой угол атаки, который при посадке создает полезный в этот момент значительный тормозящий эффект. В это время проксимальный отдел также имеет наибольший угол атаки и, нужно думать, образует наибольшую подъемную силу.

При взлете описанное выворачивание кисти связано с иным приспособлением к полету — с созданием начальной подъемной силы. Это достигается изменением траектории взмаха крыльев. Крыло движется при взлете в плоскости, приближающейся к горизонтальной, и функционирует на некотором подобии геликоптера. В этом случае вершинный отдел крыла птицы надо рассматривать в качестве лопасти пропеллера, расположенной так, что ее сила тяги направлена вверх. Этот же прием используют чайки и при трепетании на одном месте, предшествующем иногда схватыванию добычи. В таких случаях хорошо заметно их более горизонтальное движение крыльев.

Крачки, для которых способность к трепетанию на одном месте («висение» в воздухе) является характерной особенностью полета, имеют крылья, еще лучше приспособленные для этого вида полета, т. е. для выполнения кистью функции пропеллера геликоптера.

У крачек установочный угол крыльев значительно больше, чем у чаек, и в связи с этим движение крыла более горизонтальное. Так, у речной крачки установочный угол равен приблизительно 33°, у малой крачки — 47°. При нормальном установившемся полете конец крыла описывает дугу приблизительно в 70°; при этом на движение выше горизонтального приходится 30—35° и на нижнее — около 35°. Как и у чаек, траектория движения при взмахе проксимального отдела крыла очень мала. В общем движение крыла крачек при установившемся полете очень сходно с таковым чаек (рис. 8). При опускании крыло полностью развернуто до приблизительно горизонтальной плоскости. Затем происходит небольшое складывание крыла. Проксимальный отдел начинает медленно подниматься, дистальный продолжает опускаться. Достигнув низшей точки, кистевой отдел начинает подниматься, одновременно распрямляясь, и возвращается к исходному положению. Опускание крыла в первой фазе сопровождается пронацией сначала вершины кисти, а затем всего дистального отдела, а во второй фазе, при опускании только дистального отдела, — супинацией кисти. Поднимание и распрямление кисти сопровождается снова пронацией.

В связи с частым использованием крачками «висения» в воздухе, производимого посредством очень частых взмахов — трепетания на одном месте, главное различие динамики крыла крачек и чаек заключается в работе первых кистью наподобие пропеллера геликоптера. При этом вер-

шинный, кистевой, отдел крыла движется в приблизительно горизонтальной плоскости, с сильным заносом вершины его вперед (рис. 9, 10, 11, 12, 13). В этих случаях нижнее (точнее — переднее) положение кисти отличается от такового у чаек еще сильнее выраженной согнутостью крыла в кистевом суставе. Плечевая кость приближена к туловищу, вследствие чего нижняя поверхность проксимального отдела крыла обращена не прямо вперед, а вперед и вбок; дистальный конец предплечья (кистевой сустав) приподнят. В связи с этим кисть обращена нижней поверхностью — по сравнению с установившимся полетом — еще более вперед. При этом кисть сильно супинирована, как бы выворочена.

Последующее увеличение супинации дистального отдела крыла влечет за собою выбрасывание концов первостепенных маховых перьев еще более вперед (рис. 10, *10*, *11*). Это движение вперед — и иногда даже вперед и вверх — можно объяснить, мне кажется, только образованием в этот момент значительной тяги вперед.

Но вслед за этим начинаются пронация кисти, движение кисти назад и выпрямление крыла (рис. 10, *5—7*, *11—13*). Движение кисти назад, ее распрямление и пронация, происходящие очень быстро, обусловливают в этот момент, надо думать, небольшой отрицательный угол атаки. В итоге взмах крыла представляет собою в этих случаях колебательно-полувращательное движение, при котором крыло ударяет воздух то верхней, то нижней поверхностью.

Туловище птицы при неустановившемся полете, и особенно при трепетании на одном месте, бывает расположено большею частью наклонно к горизонтальной плоскости, задним концом вниз. Хвост распущен, ноги опущены. Образующаяся при работе крыльями тяга действует в данном случае как подъемная сила.

Таким образом, в основе неустановившегося полета и трепетания крачек лежит движение крыльев в значительно более горизонтальной плоскости, чем при установившемся полете, в результате чего образуется главным образом подъемная сила.

При взлете происходит образование подъемной силы и тяги вперед, при трепетании на одном месте — подъемная сила и тяга вверх, при отмечаемом у крачек довольно часто полете назад — образование подъемной силы и тяги назад.

У многих птиц отмечается при взлете прыжок или бег, дающие начальное движение для создания аэродинамических сил. У чайковых птиц прыжок и бег отсутствуют, и начальная аэродинамическая сила образуется исключительно за счет приблизительно горизонтального первого взмаха длинными, надо думать — высокого качества, крыльями. Поэтому большое значение для взлета чайковых птиц имеет встречный ветер. И действительно, можно видеть, что чайковые птицы всегда оборачиваются при взлете головой против ветра. Поэтому когда они сидят, они всегда обращены головой в сторону ветра, чтобы в случае необходимости иметь возможность быстро подняться в воздух. Угол атаки при этом таков, что образующиеся на каждом крыле аэродинамические силы имеют большую суммарную подъемную силу и небольшую тягу.

Как видно из приведенного анализа взмаха, целый ряд движений крыла происходит целиком за счет аэродинамических сил — например, пронация дистального отдела при опускании крыла, загиб вперед первостепенных маховых в нижнем положении кисти при неустановившемся полете, супинация проксимального отдела крыла во время взмаха вверх.

Другие движения крыла при взмахе обусловлены конструкцией крыла — например, супинация кисти в нижнем положении крыла, а также супинация проксимального отдела при опускании крыла — вследствие особенностей строения и положения плечевого сустава, обеспечивающего установочный угол крыла. Такой автоматизм некоторых движений крыла дает объяснение непонятному без этого факту — очень слабому разви-

тию мускулатуры, управляющей данными движениями. Особенно обращает на себя внимание слабость мускулов, производящих поднимание крыла и его вращательное движение. Сильного развития достигает только большой грудной мускул, опускающий крыло, активно преодолевающий сопротивление воздуха. Остальные мускулы играют во взмахе в большей степени вспомогательную роль или роль предохранения от обратного воздействия. Отсюда становится понятным, почему мускул, поднимающий крыло, приблизительно в 10 раз слабее мускула, опускающего крыло, и почему большая грудная мышца, в результате прикрепления на плече, помимо опускания крыла, вызывает его пронацию, несмотря на то, что и давление воздуха снизу также действует в этом смысле. Супинация проксимального отдела крыла, обеспечивающая нужные для образования подъемной силы углы атаки, обусловлена, как я уже указала, не вращением, а наклонным движением крыла, укрепленного суставом под углом к продольной оси тела птицы, т. е. является ложной супинацией.

На основании изложенного получается следующая картина образования аэродинамических сил при взмахе крыла.

В первой фазе — в начале опускания крыла, т. е. когда крыло распрямлено, — положительные углы атаки обоих отделов крыла обеспечивают на протяжении всего крыла подъемную силу и, кроме того, тягу на вершине крыла. Во второй фазе, когда продолжает опускаться только дистальный отдел крыла, большие положительные углы обоих отделов также обусловливают на всем крыле подъемную силу. В третьей фазе взмаха, когда проксимальный отдел крыла достигает своего высшего положения, а дистальный — низшего, на проксимальном отделе, находящемся под положительным углом атаки, образуется подъемная сила, на дистальном отделе, угол атаки которого уменьшается к концу этого периода до 0°, — подъемная сила и тяга. Наконец, в четвертой фазе проксимальный отдел, находящийся и теперь под положительным углом атаки, создает подъемную силу, дистальный же, имеющий угол атаки около 0° или небольшой отрицательный, почти не продуцирует аэродинамических сил.

В тесной связи с аэродинамикой крыльев стоит вопрос о значении щелей между маховыми перьями.

На значение пальцеобразно расходящихся первостепенных маховых в увеличении подъемной силы указывалось неоднократно (Marey, 1890; Headley, 1912; Horton-Smith, 1938; Lorenz, 1933, J. H. Storer, 1948; Гладков, 1949; E. Oehmichen, 1950; Шестакова, 1953; R. H. Y. Brown, 1953 и др.). Одни авторы — Марей, Хэдлей, Хортон-Смит — высказывают мысль, что первостепенные маховые разъединяются в целях уменьшения сопротивления воздуха при подъеме крыла. Лоренц (Lorenz, 1933) считает, что первостепенные маховые образуют ряд заходящих одна за другую несущих поверхностей, комбинированное действие которых производит значительные аэродинамические силы, направленные вперед и вверх. К этому взгляду присоединяется и Браун (Brown, 1953).

Н. А. Гладков указывает, что крыло птиц с пальцеобразно расходящимися на вершине перьями может быть уподоблено разрезному крылу самолета, теоретическое обоснование увеличения подъемной силы которого дано Чаплыгиным. Близкое к этому объяснение для расщепленных на концах крыльев дано Грэхэмом (Graham, 1932).

Сторер относительно значения щелей пишет так: когда крыло достигает точки потери скорости, потеря скорости может быть предотвращена и подъемная сила восстановлена у птиц без изменения угла атаки возрастанием скорости воздуха, обтекающего крыло. Это достигается форсированием воздуха, который протекает через щели.

Я считаю, что все три объяснения приложимы к расхождению маховых перьев крыла. В одних случаях, например при подъеме крыла, как

мною уже указывалось выше, образование щелей имеет целью уменьшить сопротивление воздуха; в других случаях, например при взлете и посадке, расхождение маховых связано с превращением перьев в самостоятельные несущие поверхности; в третьих случаях образование щелей, например между крылом и крылышком, между хвостом и крылом, является приспособлением к ускорению обтекающих крыло потоков и к сдуванию пограничного слоя. Наконец, постоянное расхождение концов первостепенных маховых у птиц-парителей связано, надо думать, с приспособлением к уменьшению под действием давления воздуха снизу углов атаки этих перьев и таким путем — всего дистального конца крыла. Этим достигается изменение направления аэродинамических сил и увеличение силы тяги при планировании и машущем полете птицы. Констатируемое при взлете и посадке более горизонтальное движение крыльев ведет к тому, что при этих видах полета получаемое разрезное крыло увеличивает подъемную силу.

К выводу о многогранном использовании щелевого строения крыла подводят и проведенные мною экспериментальные исследования на чайках (Шестакова, 1953). Во всех случаях в раздвигании маховых мы видим механизм для увеличения подъемной силы крыла.

Это еще раз подтверждает, что птичье крыло, как гибкая поверхность, не имеет установленных свойств, так как они изменяются по мере изменения аэродинамических сил. Крылья птиц представляют собою очень лабильную и гибкую систему, в которой способность к саморегулированию выражена очень сильно. Всякое изменение аэродинамических сил влечет за собою автоматическое изменение формы крыльев, обусловленное эластичностью перьев и подвижностью в суставах, и восстанавливает оптимальные условия использования аэродинамических сил. В этом заключается сложность механики полета птиц, скрывающая механизм целого ряда конструктивных приспособлений, выяснение которых стоит на очереди при изучении полета птиц.

### Литература


Васильев Г. С., 1953. Основы полета моделей с машущими крыльями, Оборонгиз, М.

Виноградов И. Н., 1951. Аэродинамика птиц-парителей, Изд-во ДОСААФ, М.

Гладков Н. А., 1949. Биологические основы полета птиц, изд. МОИП, М.

Жуковский Н. Е., 1922. О парении птиц, М.

Тихонравов М. К., 1949. Полет птиц и машины с машущими крыльями, Оборонгиз, М.

Шестакова Г. С., 1953. К вопросу о проницаемости крыла птиц, Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, вып. 9. — 1953а. Морфо биологический анализ как метод изучения полета птиц, там же, вып. 9. — 1953б. Морфологические основы различий полета в группе чайковых птиц, там же, вып. 9.

Штегман Б. К., 1935. Механика полета птиц, Природа, № 6.

Brown R. H. Y., 1953. The flight of birds, J. of exper. Biol., vol. 30, No. 1.

Graham R. R., 1932. Safety devices in wings of birds, J. of the Royal Aeronautical Society.

Oehmichen E., 1950. Le vol des oiseaux, Traité de Zool. Grassé, P., T. XV.

Storer J. H., 1948. The flight of birds analyzed trough slow-motion photography, Cranbrook Inst. of Science, Bull. No. 28, Michigan.

Sy M., 1936. Funktionell-anatomische Untersuchungen am Vogelflügel, J. f. Ornithol., Bd. 84, Hft. 2.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXV 1956 ВЫП. 7

# НОВЫЕ ОРНИТОЛОГИЧЕСКИЕ НАХОДКИ НА СЕВЕРНОМ ПОБЕРЕЖЬЕ ОХОТСКОГО МОРЯ

А. П. ВАСЬКОВСКИЙ

Магаданский отдел географического общества СССР

## ВВЕДЕНИЕ

Широтный отрезок побережья Охотского моря от устья Ульи на западе до п-ова Пьягина на востоке достаточно резко отличается от более южных частей Охотского побережья по всем своим биогеографическим особенностям, в частности и по составу населяющей его орнитофауны.

Первые орнитологические сборы в интересующей нас области и местах, лежащих к юго-западу от нее, были сделаны врачом Охотско-Камчатской экспедиции К. Богдановича — Н. Слюниным, а результаты их обработки были опубликованы Мензбиром в книге Н. Слюнина «Охотско-Камчатский край» (1901). К сожалению, почти все птицы были добыты либо в Аянском районе, либо на Камчатке, а в нашем районе был добыт единственный экземпляр Certhia familiaris.

В 1915 г. известный якутский краевед Н. М. Харитонов переехал в Охотск и начал регулярные наблюдения над орнитофауной окрестностей селения. Его наблюдения за лето 1915 г., опубликованные в печати (Харитонов, 1915), дают первые, хотя и очень неполные данные о птицах района. Часть его охотских сборов (17 видов птиц) поступила в Хабаровский музей.

В 1930 г. участником Охотской экспедиции Тихоокеанской научно-исследовательской станции рыбного хозяйства В. Малышевым была собрана и доставлена в Зоологический музей МГУ небольшая коллекция птиц из окрестностей Охотска и местностей, лежащих к северу от него. Часть ее (воробьиные, кулики, куриные) была обработана и опубликована Г. П. Дементьевым (1936).

В 1937 г. охотовед Е. И. Плечев, участвовавший в работах землеустроительной экспедиции в Ольском районе Дальневосточного края, собрал коллекцию птиц, пожертвованную им Охотско-Колымскому краеведческому музею (ОККМ) [1]. Часть сборов была им передана и в Зоологический институт АН СССР, но им самим они не были обработаны.

ОККМ, начавший свою деятельность в 1936 г., собрал орнитологическую коллекцию, которая включает около 170 экз., представляющих 90 видов птиц, обитающих на северо-востоке СССР. Значительная часть их, однако, собрана не на Охотском побережье, а в бассейнах Колымы, Индигирки и в других районах и не относится, таким образом, к району, интересующему нас. Некоторые виды птиц были пересланы в зоологические музеи АН СССР и МГУ. Благодаря этому в «Полном определителе птиц СССР» С. А. Бутурлина и Г. П. Дементьева [2] были опубликованы данные о гнездовании в нашем районе таких интереснейших птиц, как Kelupa zeylonensis, Thalassoaetus pelagicus, и некоторых других. Опубликованы были и сведения о части сборов Е. И. Плечева, хранившихся в Зоологическом институте АН СССР (Тугаринов, 1941, и др.). Тем не менее все опубликованные сведения о птицах североохотского побережья охватывают, вероятно, лишь немногим более половины состава его орнитофауны.

Автор этой статьи имел возможность в течение многих лет вести экспедиционные и отчасти стационарные наблюдения над птицами североохотского побережья.

Область, охваченная нашими наблюдениями, лежит между берегом Тауйской губы на юге, Охотско-Колымским водоразделом на севере, бассейном р. Армани на западе и р. Накхатанджой на востоке. Кроме того, нами просмотрена коллекция птиц ОККМ, сборы, относящиеся к североохотскому побережью, в Зоологическом музее АН СССР (Ленинград) и в Хабаровском краевом музее.

---

[1] Ныне Магаданский областной краеведческий музей.

[2] И в монографии «Птицы Советского Союза», созданной коллективом орнитологов МГУ под редакцией Г. П. Дементьева и Н. А. Гладкова. Эта крупная сводка была опубликована после написания нашей статьи.

Эти документальные материалы дают почти полное представление о составе орнитофауны североохотского побережья.

Выяснилось, что в данном районе имеется довольно много видов птиц, северная граница гнездового ареала которых проводилась зоогеографами, по недостатку сведений или по теоретическим соображениям, значительно южнее (и севернее — для тундровых видов), а это, естественно, влияло и на многие зоогеографические построения.

## ОПИСАНИЕ НАХОДОК

### 1. Pica pica L. (subsp.?)

О гнездовании сороки на североохотском побережье не было до сих пор никаких сведений. Однако сорока в небольшом количестве гнездится в нашем районе, особенно вблизи селений в довольно узкой прибрежной полосе. Она встречается в окрестностях сел. Армань и до недавнего времени водилась в окрестностях сел. Ола, но вымерла там от какой-то эпизоотии. В Магадане ее нет совершенно. Н. М. Харитонов, описывая орнитофауну Охотска, не упоминает о ней.

Единственный экземпляр сороки (самец), хранящийся в ОККМ, добыт в декабре 1935 г. в сел. Армань. Его размеры: длина крыла — 22,6 см, хвоста — 31 см, крайних рулей — 175 мм. Таким образом, по размерам сорока близка к камчатскому подвиду leucoptera, но отличается от последнего окраской — глубоким синим отливом на крыльях и крайних рулевых. На всех маховых вершинные черные полоски. По этим признакам она близка к подвиду amurensis и, может быть, является переходной формой между двумя вышеназванными подвидами. Пребывает в районе в течение всего года; была 20 лет назад довольно обычна, теперь очень редка.

### 2. Leucosticte arctoa pustulata Licht.

Горный вьюрок обычен на гнездовье в альпийском поясе гор всего нашего района. Я наблюдал его гнездовья на водоразделе Колымы и Охотского моря (верховья р. Олы) 4 августа 1947 г. и несколько севернее водораздела — в верховьях р. Талой 7 июля 1944 г. В обоих случаях вьюрки гнездились небольшими сообществами в трещинах скал альпийского пояса, и старые птицы энергично носили корм для птенцов. Запоздание срока вывода птенцов объясняется общим поздним ходом летних сезонных явлений в 1947 г.

Перевал Хета-Талая в верховьях Колымы близ водораздела с Охотским морем, 7. VII 1944, 1 ♂ (А. П. Васьковский).

### 3. Emberiza leucocephalos Gm.

Белошапочная овсянка обычна на гнездовье в нашем районе, но немногочисленна. Н. М. Харитонов отмечает, что встретил ее 3 мая 1915 г., а затем не видел все лето. Я встречал белошапочную овсянку начиная с конца второй декады мая (19 мая 1945 г., 18 мая 1946 г., 24 мая 1947 г.), а 12 июля 1946 г. нашел гнездо ее с четырьмя еще голыми птенцами в пойменном чозениевом лесу. Обычными стациями ее являются рощи чозении и тополя, пойменные редкоствольные лиственничники и заросли высоких ив.

### 4. Anthus trivialis trivialis L.

Лесной конек, которого странным образом никто не находил на северном охотском побережье, Колыме и Индигирке, оказался, по моим

наблюдениям, отнюдь не редкой гнездящейся птицей этих мест. Он держится по опушкам пойменных лесов и на порубках. В 1944 г. я наблюдал 12 мая прилет его, а 23 июля нашел выводок почти доросших молодых с обоими родителями. От этого выводка был добыт старый самец и молодой, с еще недоросшими маховыми и рулевыми перьями.

### 5. Budytes taivana Sw.

Формозская трясогузка является наиболее распространенной из всех трясогузок, гнездящихся на северном побережье Охотского моря. В окрестностях Магадана, в долине рек Хасына и Уптара, она попадается буквально на каждом шагу. Ее гнездовой стацией являются пойменные сыроватые луга. Прилет этой трясогузки я наблюдал 17 мая 1945 г., а в позднюю весну 1947 г. она появилась впервые только 20 мая. 2 июня 1945 г. мне пришлось видеть брачные игры самцов, напоминающие трепещущий полет лесных и пятнистых коньков. 3 июля 1947 г. я нашел в пойме Магаданки гнездо с четырьмя еще голыми птенцами, представлявшее собою глубокую нишу под осоковой кочкой, тщательно выстланную травой и перьями. 14 июля птенцы уже покинули гнездо.

Р. Магаданка 11. VI 1944, 1 ♀ с яйцом 9 мм длиной (в яйцеводе), там же, 6. VI 1944, 1 ♂, брачные игры; там же 9. VI 1944, 1 ♀ с яйцами до 2 мм (в яичнике) (А. П. Васьковский).

### 6. Parus atricapillus baicalensis Sw.

Черноголовая гаичка широко распространена на гнездовье и во все остальные времена года по всему нашему району. Ее основной стацией служат высокоствольные лиственничные леса, тогда как сероголовая гаичка встречается здесь в горном криволесье, и то довольно редко. Североохотские черноголовые гаички явственно принадлежат к темному подвиду baicalensis, и, таким образом, подвид anadyrensis заселяет только тундровую зону тихоокеанского побережья, а камчатский подвид — только леса Камчатки. Это явление — заселение территории преимущественно якутскими (а не камчатскими) подвидами широко распространенных видов лесных и кустарниковых птиц — представляет собой одну из характернейших орнитогеографических черт нашего района.

### 7. Aegithalos caudatus caudatus L.

Длиннохвостая синица принадлежит к редким оседлым птицам нашего района. Она гнездится по прибрежным ивнякам и тополево-чозениевым рощам. Мне лишь два раза за 5 лет привелось встретить стайку этих веселых птичек в осеннее время. В ОККМ имеются экземпляры самки и молодого, добытые 7 апреля и 30 ноября 1936 г. в окрестностях сел. Армань.

### 8. Muscicapa sibirica Gm.

Мухоловка-касатка, северную границу гнездовий которой Г. П. Дементьев и С. А. Бутурлин проводили не севернее Уссурийского края, а Б. К. Штегман — не севернее Лена, гнездится в окрестностях Магадана и далее к северу почти до Охотско-Колымского водораздела. Мне неоднократно приходилось встречать ее в вырубленных и захламленных лиственничниках и тополевых лесках.

Р. Уптар, в 45 км к северу от Магадана, полувырубленный пойменный лес, 14. VI 1947, 1 ♂ (А. П. Васьковский).

### 9. Locustella lanceolata Temm.

Пятнистый сверчок — одна из обычных гнездящихся птиц нашего района. Его обычной стацией являются заросли кустарниковых ив и березок на болотах, ивняки вдоль русел таежных ручьев и в особенности — кусты кедровника на порубках, где сверчок встречается на каждом шагу. Прилетает он в конце мая, а улетает около 20 сентября. Монотонная песенка его слышится с 6—7 час. вечера до 8—9 час. утра. На севере этот сверчок переходит за водораздел, в бассейн Колымы.

Окрестности Магадана, 17. VIII 1947, 1 ♀; р. Унтар, 8. VI 1947, 1 ♂; там же, 47-й километр, в ивняках, 22. VI 1944, 1 ♂; там же, 56-й километр, в кустах кедровника, 18. VI 1947, 1 ♂ и 1 ♀ (А. П. Васьковский).

### 10. Locustella ochotensis Midd.

Охотский сверчок гнездится в пойменных ивовых зарослях окрестностей Магадана, и я постоянно наблюдал его там в течение гнездового периода. Отсюда я добыл взрослую самку (19 июня 1944 г.) и молодую птицу с еще недоросшими маховыми перьями (1 августа 1944 г.). К северу идет до Хасынской горной гряды и, может быть, еще немного далее, но за водораздел как будто не переходит.

Окрестности Магадана, 19. VI 1944, 1 ♀ (в Зоологическом музее МГУ) (А. П. Васьковский).

### 11. Larvivora cyane Pall.

Птенец синего соловья, с остатками пуха на голове и недоросшими еще наполовину рулями, был добыт мною в долине р. Унтара (в 47 км к северу от Магадана по шоссе) 23 июня 1944 г. в низкорослых приречных ивняках. Таким образом, синий соловей, которого считали гнездящимся не севернее Маи и Аяна, несомненно, гнездится в нашем районе.

Р. Унтар, 23. VII 1944, 1 juv. (Зоологический музей МГУ) (А. П. Васьковский).

### 12. Oreopneuste fuscata fuscata Blyth.

Пеночковидная камышовка довольно обычна на гнездовье в окрестностях Магадана. Ее гнездовой стацией являются «ерники» — пойменные заросли кустарниковых березок и ив.

В моей коллекции есть экземпляр, добытый на р. Оле всего в 10 км от Охотско-Колымского водораздела. Таким образом, она доходит до истоков Колымы и едва ли не переходит несколько к северу и за водораздел.

### 13. Ketupa zeylonensis doërrisi Salb.

С. А. Бутурлин и Г. П. Дементьев (1934—1941) уже сообщали о гнездовании рыбного филина в окрестностях Тауйской губы. Добавлю, что рыбный филин встречается в окрестностях Магадана довольно часто, во всяком случае, чаще, чем обыкновенный филин. В ОККМ хранятся три экземпляра Ketupa, а четвертый, добытый в 47 км к северу от Магадана, подготавливался к экспозиции.

### 14. Tinnunculus tinnunculus doërrisi Sw.

Пустельга является далеко не редкой гнездящейся птицей северо-охотского побережья, хотя встречается здесь все же реже, чем в верховьях Индигирки и Колымы.

Наиболее ранний прилет пустельги зарегистрирован в Магадане 20 апреля 1945 г., обыкновенно же она прилетает в конце этого месяца.

Магадан, 20. IV 1945, 1 экз. (ОККМ).

### 15. Buteo buteo burmanicus Hume.

Японский обыкновенный канюк, наряду со своим мохноногим родичем, нередок на гнездовье во всем нашем районе, но не заходит к северу за водораздел. Его прилет наблюдается в конце апреля.

Магадан, 20. VI 1941, 1 экз. (ОККМ); Магадан, 10. V 1947, 1 ♂ (Зоологический музей МГУ) (А. П. Васьковский).

### 16. Clangula hyemalis L.

Морянка, массами пролетающая весною по северному берегу Охотского моря, несомненно и гнездится в небольшом количестве в описываемом районе. Местные жители — эвены передавали мне, что она гнездится в Арманской тундре (к западу от Магадана), на северном берегу п-ова Кони и на п-ове Пьягина. Находками выводков или яиц эти сообщения пока не подтверждены.

### 17. Colymbus adamsii Gray

Белоклювая гагара несомненно, хотя и не обильно, гнездится в тундрах Тауйской губы. 20 июля 1946 г. мною была добыта гнездовая (с выводком) пара в южной части п-ова Старицкого. Самец из этой пары передан мною в Зоологический музей МГУ.

### 18. Aethia psittacula Pall.

Белобрюшка в довольно больших количествах гнездится на скалах побережья Тауйской губы, уступая все же в численности остальным чистикам района. Мне приходилось наблюдать ее в течение многих лет на птичьем базаре о-вов Три брата в бухте Веселой. 1937 г., 1 экз. (ОККМ).

### 19. Sterna hirundo longipennis Nordm.

Черноклювая крачка редка в нашем районе и на пролете, и в особенности на гнездовье. Ее прилет наблюдался мною 24 мая 1947 г. в бухте Гертнера. С прилета крачки держались у берегов бухты, охотясь за мелкой рыбешкой. 4 июня они исчезли, разлетясь на гнездовые места. Гнездо крачки со слегка насиженными яйцами было обнаружено 19 июня 1947 г. на песчаной отмели в бухте Светлой (южная часть п-ова Старицкого). Нашедшие гнездо рыбаки, постоянно рыбачившие в бухте, считали крачку очень редкой здесь птицей и называли ее почему-то японской чайкой.

Бухта Светлая, 27. V 1947, 1 ♂; там же, 29. V 1947, 1 ♀ (ОККМ) (А. П. Васьковский).

### 20. Larus ridibundus L.

Обыкновенная чайка, так же как и крачка, не часто попадается на пролете и гнездовье в окрестностях Тауйской губы. Она появилась в 1947 г. вместе с крачкой — 24 мая и вместе с нею исчезла в 1-х числах июня. Гнезда обыкновенной чайки были обнаружены 23 июня 1936 г. на островах близ Армани, и яйца из них хранятся в ОККМ.

Окрестности Магадана, бухта Гертнера, 3. V 1947, 1 экз. (А. П. Васьковский).

### 21. Rissa tridactyla pollicaris Stejn.

Моевка, на гнездование который по берегам Охотского моря до сих пор никто не указывал, в большом количестве гнездится на птичьих базарах о-вов Три брата и скал Тауйской губы, занимая нижние их «этажи». В 1947 г. прилет моевок на о-ва Три брата отмечен мною 10 мая. 27 июля я снова посетил острова и нашел в гнездах моевок пуховых птенцов. Отлет моевок был постепенным, и последних птиц я видел в бухте Гертнера еще 14 октября 1947 г.

О-ва Три брата, 27. VII 1947, 1 ♀ (А. П. Васьковский).

### 22. Eudromias morinellus L.

Хрустан в небольшом количестве гнездится в альпийском поясе гор всего нашего района и попадался мне небольшими стайками на пролете в окрестностях Магадана. В 1945 г. хрустан впервые появился 20 мая, а поздней весной 1947 г. стайка хрустанов была встречена лишь 24 мая вместе со стайками средних кроншнепов, малых веретенников и других куликов. Пролет их продолжался до 2 июня, и более я их весною не встречал. 2 августа 1947 г., экскурсируя на Ольском базальтовом плато, лежащем на водоразделе Охотского моря и Колымы, я встретил в альпийском поясе на высоте 1500 м над ур. м. выводок хрустанов, из которого добыл молодую птицу в переходном от гнездового к взрослому наряде. Эта находка доказывает гнездование хрустана в горах как Охотского побережья так и бассейна Колымы.

Ольское плато (водораздел Охотского моря и Колымы), альпийская зона, 2. VIII 1947, 1 juv. (А. П. Васьковский).

### 23. Cirripedesmus mongolus mongolus Pall.

Монгольский зуек гнездится в альпийской зоне гор нашего района и обычен здесь на пролете. Он гнездится также и в каменистых тундрах, прилегающих непосредственно к берегу моря, являя ту же картину альпийского и приморского распространения, что и Limonites subminuta. Е. И. Плечев добыл двух пуховиков этого зуйка 13 июля 1937 г. в безлесной южной части п-ова Пьягина, а В. Малышев добыл взрослую самку на берегу моря у устья Яны охотской 6 июля 1930 г., т. е. также в гнездовое время. Обе находки хранятся в Зоологическом институте АН СССР. На пролете мне пришлось наблюдать монгольского зуйка в бухте Гертнера 12 июня 1947 г. и 4 июня 1948 г.

### 24. Mesoscolopax minutus Gould.

Кроншнеп-малютка, вероятно, гнездится в нашем районе, так как я нашел его на гнездовье в верховьях Индигирки и Колымы, а Н. Смирнов добыл взрослую птицу 10 (23) августа 1907 г. на о-ве Коровьем в Тауйской губе.

### 25. Heteroscelus brevipes Viell.

Пепельный улит — один из самых обычных куликов нашего района, многочислен на пролете по всему району и на гнездовье в субальпийском и альпийском поясе гор. Его основной стацией служат приречные галечники и песчаные косы. Весенний прилет я наблюдал в Магадане 20 мая 1944 г., 22 мая 1946 г., 25 мая 1947 г., а конец весеннего пролета затягивается обычно до 2—5 июня. Выводки пепельного улита с уже хорошо летавшими, но еще не совсем доросшими птенцами я наблюдал на водоразделе Охотского моря и Колымы (р. Тэнгкели, в верховьях р. Ямы)

10 июля 1944 г. в горной тундре и поясе субальпийского криволесья. Отлет улитов задерживается до второй половины сентября. Н. Смирнов добыл пепельного улита 6 (19) сентября 1907 г. вблизи устья р. Тауй; я наблюдал последнюю стайку их 17 сентября 1947 г.

Верховья р. Тэнгкели, 10. VII 1944, 1 ad. (А. П. Васьковский); Магадан, 29. V 1947 (А. П. Васьковский); устье р. Тауй, 6. IX 1907 (Зоологический институт АН СССР) (Н. Смирнов).

### 26. Calidris tenuirostris Horsf.

Большой песочник часто попадается на пролете в окрестностях Магадана и, вероятно, гнездится в горных тундрах нашего района, хотя его гнездование и не доказано еще фактическими материалами. Однако В. Малышев добыл его в устье Яны охотской 19 августа 1930 г., т. е. еще в гнездовое время (1 экз. — в Зоологическом институте АН СССР).

Прилет его весною я наблюдал 28 мая 1947 г. в Магадане и 1 июня 1947 г. добыл птицу из стайки в 5 шт. Е. И. Плечев добыл этого песочника 28 мая 1938 г. в окрестностях Ямска (1 экз. — в Зоологическом институте АН СССР).

### 27. Botaurus stellaris orientalis But.

Взрослый экземпляр выпи добыт в окрестностях Магадана летом 1948 г. и находится в ОККМ. Другая находка выпи (взрослый самец) относится к 20 сентября 1944 г. в бассейне р. Колымы (р. Дебин). Этот экземпляр также находится в ОККМ. Выпь, несомненно, гнездится и на северном побережье Охотского моря, и в бассейне Колымы до Зырянки на севере.

### 28. Lyrurus tetrix L.

В работе Л. Шульпина (1936) приводятся сообщенные ему Талиевым сведения о гнездовании тетерева в Ольском районе.

Прожив много лет на североохотском побережье, охотясь весною на глухариных токах и перелетах, неоднократно пересекая район во всех направлениях, я никогда не видел и не слышал там тетерева. Не видели и не слышали его и мои товарищи по работе, которых я специально просил обратить внимание на этот вопрос. Местные жители на мои многократные расспросы о наличии тетеревов на Охотском побережье всегда отвечали отрицательно.

Тетерев, с его шумными токами и привычкой держаться расчищенных и часто обжитых мест, не мог бы, конечно, ускользнуть от многочисленных наблюдателей, и поэтому можно с совершенной уверенностью сказать, что он не гнездится в нашем районе.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Нахождение перечисленных видов птиц на северном побережье Охотского моря вносит оригинальные черты в его орнитогеографическую характеристику.

1. С одной стороны, в орнитофауне района оказываются представленными виды, встреченные ранее лишь значительно южнее (Larvivora cyane, Emberiza leucocephalos, Anthus trivialis, Locustella lanceolata, L. ochotensis, Muscicapa sibirica, Buteo buteo, Botaurus stellaris). Отсутствие этих (как и некоторых других) видов в общем списке птиц района заставило Г. П. Дементьева подчеркнуть резко выраженный бореальный характер авифауны района, стоящий в связи с общими суровыми климатическими условиями. Находки немногочисленных таежных птиц более южного распространения заставляют, соглашаясь с этой характеристикой, подчеркнуть все же, что североохотский район богаче таежными

птицами, чем лежащие к северу от него верховья Колымы и Индигирки, и ближе к Аянскому району, чем предполагалось ранее.

2. С другой стороны, в этом районе, лежащем на широте Ленинграда, гнездятся некоторые птицы, обычные для тундры и лесотундры (Clangula hyemalis, Colymbus adamsii, Rissa tridactyla, Aethia psittacula, Buteo lagopus). Как видно из списка, они являются главным образом обитателями прибрежных частей района[3]. Это парадоксальное сочетание сравнительно южных таежных форм и обитателей тундры в нижнем вертикальном поясе является чрезвычайно характерным не только для фауны, но и для флоры североохотского района, и представляет собою лишь часть гораздо более широкого комплекса явлений, который может быть назван инверсией явлений, связанных с географической горизонтальной зональностью, и охватывает климатические, биогеографические, фенологические и некоторые другие особенности североохотского района. Одним из ярчайших выражений этой инверсии служит распространение зоны тундр (в виде своеобразной тихоокеанской «урёмотундры», как я предлагаю ее называть) до западного берега залива Бабушкина, т. е. до восточной границы нашего района, и наличие больших площадей плакорных тундр, чередующихся с угнетенными лиственничными лесами.

Таким образом, Магадан лежит, в сущности, в пределах южнолесотундровой подзоны, окаймляющей здесь с юга и востока зону тайги, и состав местной орнитофауны отражает это парадоксальное положение.

3. Наконец, заслуживает быть отмеченным нахождение в альпийском вертикальном поясе района, до наших сборов совершенно не исследованном в орнитологическом отношении, своеобразного комплекса форм (Limonites subminuta, Mesoscolopax minutus, Heteroscelus brevipes, Cirrepedesmus mongolus, вероятно, Calidris tenuirostris, Eudromias morinellus, Leucosticte arctoa, Anthus pispoletta japonica, Oenanthe oenanthe). Этот состав альпийской орнитофауны оказывается в общем тождественным для альпийского пояса огромной горной страны, охватывающей крайний восток Азии, по крайней мере от Нельканского перевала на юге до низовьев Яны и Колымы на севере, связывая альпийский пояс всей этой страны в одно орнитогеографическое целое.

Эти три особенности орнитофауны североохотского района должны быть приняты во внимание при определении места района в общей орнитогеографической схеме.

### Литература

Бутурлин С. и Дементьев Г., 1934—1941. Полный определитель птиц СССР, КОИЗ, М.—Л.

Дементьев Г., 1936. К авиафауне северного побережья Охотского моря, Сб. тр. Зоол. музея МГУ, II, М.

Слюнин Н., 1901. Охотско-Камчатский край, СПб.

Тугаринов А., 1941. Фауна СССР, Птицы, т. 1, вып. 4, Изд-во АН СССР.

Харитонов Н., 1915. Общий характер орнитофауны окрестностей г. Охотска, Птицеведение и птицеводство, год VI, вып. 4, М.

Шульпин Л., 1936. Промысловые, охотничьи и хищные птицы Приморья, Изд-во АН СССР.

---

[3] Уже после сдачи настоящей работы в редакцию «Зоологического журнала» автор посетил юго-западное побережье залива Шелехова и прибрежные части п-овов Кони и Пьягина, лежащие непосредственно к востоку от района, рассматриваемого в этой статье. Наблюдения над орнитофауной этого восточного угла Охотского побережья, лежащего на широте Ленинграда, доказали гнездование здесь таких типичных эварктов, как Calcarius lapponicus, Anthus cervina и Anser albifrons, доходящих на юго-западе до берегов бухты ван дер Шкруфа. Кроме того, на гнездовье были встречены и многие виды и подвиды птиц, генетически связанные с Арктикой, но местами выходящие за ее пределы. Назовем из них Somateria mollissima v-nigrum, Carduelis flammea exilipes, Buteo lagopus, Lagopus mutus, Aethia pygmaea и Calidris temminckii. Таким образом, подзона лесотундры с ее характерными птицами узкой полосой, примыкающей к берегу моря, протягивается здесь на юг за широту Ленинграда.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXV 1956 ВЫП. 7

# БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАБЛЮДЕНИЯ НАД УШАСТЫМИ ЕЖАМИ — ЛЕПТОСПИРОНОСИТЕЛЯМИ [1]

Д. И. БИБИКОВ

Среднеазиатский научно-исследовательский институт эпидемиологии и микробиологии и отдел паразитологии и медицинской зоологии ИЭМ АМН СССР

В 1949 г. впервые было установлено спонтанное носительство лептоспир ушастыми ежами (Erinaceus auritus Gmelin). В. В. Ананьин (1951) обнаружил лептоспиры в почках 19 ушастых ежей из 98 исследованных (19%). Выявленный факт лептоспироносительства у ушастых ежей в природном очаге лептоспироза может иметь значение в эпидемиологии и эпизоотологии этой болезни. В связи с этим представляет интерес изучение биологии ушастых ежей.

Стационарные наблюдения проводились вблизи с. Безопасное Труновского района, в северо-западной части Ставропольского края, в зоне сухих полынно-злаковых степей.

Места обитания и численность. Ушастые ежи в обследованном районе очень многочисленны. Они встречаются на выгонах, среди посевов пшеницы, подсолнечника, кукурузы, по лесным полосам. Особенно охотно ежи селятся вблизи населенных пунктов, в живых изгородях среди густых зарослей дерезы (Caragana frutex C. Koch), спиреи (Spiraea crenifolia L.) и терна (Prunus spinosa L.) Привязанность ежей к зарослям чия отмечена В. Н. Шнитниковым (1936).

Нам удалось весьма тщательно обследовать территорию площадью в 212 га. Большинство ежей, обитавших на этой территории, было нами выловлено. Аналогичные попытки выяснить плотность обыкновенных ежей делались Н. И. Дергуновым (1924), а также И. С. Башкировым и В. А. Поповым (1934).

На обследованной площади в 212 га мы добыли 73 ушастых и пять обыкновенных ежей. На одного ежа, следовательно, приходилась площадь около 3,0 га. Так как все отловленные особи были взрослыми, следует допустить, что после появления молодняка численность ежей увеличилась бы в два-три раза.

Отловленные ежи распределялись на площади неравномерно. В местах излюбленных поселений (заросли дерезы по канавам и вдоль земляных оград) плотность их была значительно выше. В табл. 1 указаны места добычи ежей и относительная плотность их в различных местах отлова. Таблица подтверждает большую привязанность ежей к кустарникам по канавам и вдоль огородов. На выгоне и среди посевов вблизи лесных полос ежей встречено значительно меньше.

Большой интерес и, повидимому, эпизоотологическое значение имеет факт отлова 10 ежей в непосредственной близости от человеческого жилья. Из этих 10 ежей один был обнаружен в подвале, пять — в сараях

[1] Материалы экспедиции 1949 г. по изучению лептоспирозов в Ставропольском крае под руководством акад. Е. Н. Павловского (начальник экспедиции — В. И. Терских).

со скотом и три — в цементированных колодцах-бассейнах, предназначенных для сбора дождевой воды, употребляемой здесь в качестве питьевой. Можно предполагать, что к жилищу человека ежей привлекали, кроме пищевых отбросов, также насекомые-копрофаги, составляющие, по данным Н. И. Калабухова (1928), значительную часть их пищи. Эти

Таблица 1

**Плотность ежей в различных местах отлова**

| № п/п | Место отлова | Площадь в га | Поймано ежей | | Плотность взрослых ежей на 1 га |
|---|---|---|---|---|---|
| | | | ушастых | обыкновенных | |
| 1 | Заросли кустарника по канавам | 45 | 49 | 3 | 1,1 |
| 2 | Выгон | 110 | 8 | Нет | 0,07 |
| 3 | Посевы, примыкающие к лесным полосам | 37 | 7 | 1 | 0,2 |
| 4 | Жилые постройки | 20 | 9 | 1 | 0,5 |
| | Всего | 212 | 73 | 5 | 0,32 |

жуки обильно развиваются в навозе птичников, скотных дворов и в уборных.

В хозяйственных постройках ежи контактируют с домашними животными — лептоспироносителями, особенно через подстилку скотных дворов, смоченную мочой больного скота. Случаи попадания ежей в колод-

Таблица 2

**Вес и размеры взрослых ушастых ежей**

| Пол | Колич. измеренных ежей | Вес в г | | | Длина тела в мм | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | мин. | макс. | средн. | мин. | макс. | средн. |
| Самцы | 53 | 230 | 405 | 288 | 165 | 210 | 190 |
| Самки | 31 | 270 | 505 | 345 | 165 | 210 | 191 |

ны с питьевой водой могут иметь и непосредственное эпидемиологическое значение.

Норы. Нора ушастого ежа представляет собой неглубокий наклонный ход длиной 30—80 см, оканчивающийся небольшим расширением. В некоторых из них мы вовсе не обнаруживали гнездовой камеры и подстилки. Гнездовые норы также почти лишены подстилки. Иногда нора так неглубока, что сидящего в ней ежа видно снаружи. Особенно многочисленны были норы ежей в стенках земляных валов, окружавших огороды.

Половой состав населения. Среди отловленных взрослых ушастых ежей преобладали самцы (53 самца и 35 самок). Отношение числа самцов к числу отловленных самок составило 1,65. Среди новорожденных ежат было больше самок (отношение 0,9 по данным осмотра 59 молодых). По данным С. И. Огнева (1928), в сборах также резко преобладали самцы (измерено 19 самцов и четыре самки). Преобладание в отлове взрослых самцов над самками объясняется, повидимому, большей активностью самцов. О высокой активности самцов свидетельствует также более высокая зараженность (отношение числа самцов-лептоспи-

роносителей к зараженным самкам составило 3,3) и меньшая упитанность их по сравнению с самками (табл. 2). Длина тела самцов и самок оказалась одинаковой, но вес взрослых самцов был меньше веса самок.

Размножение. По Н. А. Бобринскому, В. А. Кузнецову и А. П. Кузякину (1944), у ушастых ежей «молодые, числом 4—7, родятся в Средней Азии весной, реже летом, в Европейской части Союза — в первой половине лета». По нашим наблюдениям, большая часть самок рождает детенышей в июле. Из 27 самок, сроки родов которых были установлены, 23 (85,2%) оценились в июле. Яловых самок было четыре (12,9%). Количество детенышей в помете колебалось от двух до восьми, в среднем 5,8. Резорбция эмбрионов была отмечена у шести беременных самок (22%).

Рост и развитие ежат. Отловленные беременные самки в неволе приносили ежат. Через каждые 5 дней производились взвешивание и измерение ежат. Всего под постоянным наблюдением было восемь выводков ушастых ежей и один выводок обыкновенного ежа.

Через несколько часов после рождения ежата весят 5—11 г и имеют длину тела около 55 мм. В первые часы они совершенно голые, только на спинной поверхности тела обозначено несколько рядов бугорков будущих игл. Непигментированные мягкие иглы длиной 5—6 мм появляются в течение 1-х суток, сначала в передней части спины, и расположены восемью продольными рядами. Данные о росте ежат представлены в табл. 3.

Таблица 3

**Рост молодых ушастых ежей**

| Возраст в днях | Колич. осмотренных ежат | Вес в г | Длина в мм | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | тела | ступни | хвоста | уха | иглы |
| 1 | 16 | 5—11* / 8,6 | 52—60 / 55 | 9 | 5 | 5 | 0,6 |
| 5 | 16 | 11—22 / 16,9 | — | 10—13 / 11,2 | 5,77 / 5,9 | 6—8 / 6,8 | 10—11 |
| 10 | 15 | 20—34 / 25,0 | — | 13—15 / 13,9 | 6—8 / 6,7 | 6—10 / 8,5 | 11—12 |
| 15 | 19 | 21—45 / 35,7 | — | 13—17 / 15,8 | 6—9 / 8,0 | 11—18 / 12,2 | |
| 20 | 12 | 30—55 / 49,1 | — | 17—20 / 18,4 | 9—11 / 10,2 | 16—18 / 16,7 | |
| 25 | 8 | 44—57 / 50,1 | — | — | — | — | |

* Числитель — минимум — максимум, знаменатель — среднее.

На 5-й день после рождения ежата еще голые и слепые, но уже пытаются свертываться в клубочки. Иглы в это время у них белые. На 10-й день появляются волоски на надбровных бугорках. На боках тела вдоль крайнего ряда иголок заметна тонкая полоска нежных волосков. Брюшко еще совсем голое. Иглы начинают пигментироваться у корня. На 15-й день ежата уже хорошо свертываются. Бока тела покрыты нежной шерстью, но брюшко и ноги еще голые. Более крупные ежата этого возраста (весом в 40 г и больше) прозревают. Большинство ежат прозрело на 17—18-й день. В возрасте 20 дней у молодых покрыта шерстью вся нижняя поверхность тела, за исключением тыльной стороны кисти и стопы. На брюхе шерсть более светлая. Просвечивают резцы, но

еще не прорезались. Между 20 и 25-м днем вес ежат увеличивается незначительно — вероятно, в связи с интенсивным прорезыванием зубов.

Питание. В наших сборах только 10 желудков ушастых ежей содержали остатки пищи. Это был главным образом хитин насекомых. Кроме хитина, по одному разу встречены остатки ящерицы, жабы и перья мелкой птицы.

Мы изучали предпочитаемость ежами различных видов животного корма. Всего было проведено 86 опытов, заключавшихся в следующем. В садок с ежами выкладывался одновременно корм, в который входили пять чернотелок (Blaps sp.), кусочек птицы (главным образом птенцы воробьев, каменок, сорокопутов), по кусочку пеструшки, ящерицы и жабы. Через 2—5 мин. мы тщательно осматривали внутренность садков и записывали, какой вид пищи и в каком количестве был съеден ежами в каждом садке. Такие же осмотры повторялись через 1 час и через 10—12 час. (табл. 4).

Таблица 4

**Предпочитаемость ушастыми ежами различной пищи**

| Наименование корма | Колич. опытов с данным видом корма | Съедено ежами | | |
|---|---|---|---|---|
| | | в 1-ю очередь | во 2-ю очередь | в 3-ю очередь |
| | | Число опытов | | |
| Насекомые (чернотелки) | 86 | 74 | 7 | 5 |
| Рептилии (прыткая ящерица — Lacerta agilis L.) | 43 | 24 | 17 | 2 |
| Птицы (птенцы воробьев, жаворонков, каменок, сорокопутов) | 40 | 16 | 13 | 11 |
| Земноводные (жабы — Bufo bufo L. и B. viridis Laur.) | 32 | 9 | 15 | 8 |
| Млекопитающие (степная пеструшка — Lagurus lagurus L.) | 59 | 9 | 33 | 17 |

При кормлении в неволе ушастые ежи предпочитали насекомых, особенно чернотелок, всем другим видам корма. Других насекомых, например кобылок и бронзовок, они поедали менее охотно. Во всех опытах животные корма предпочитались растительным (хлеб, каша). Воду ежи пили плохо, но на молоко набрасывались с жадностью. Так же охотно выпивали содержимое птичьих яиц. Из животных кормов наиболее часто поедались жуки и ящерицы (жуки были съедены в 86% опытов в первую очередь, ящерицы — в 95% опытов в первую и вторую очередь), а меньше всего — пеструшки (в 85% опытов эти зверьки были съедены во вторую и третью очередь). Птицы и жабы занимают промежуточное положение, но поедаются ежами также охотно.

Мы заметили, что ежи менее охотно поедали живых животных по сравнению с уже убитыми и разрезанными на кусочки. Подсаженных в садки к ежам пеструшек они часто умерщвляли, но не ели. Чтобы вызвать у ежей мочеотделение (для исследования мочи живых ежей на содержание лептоспир) мы подсаживали в стеклянные банки к ежам живых пеструшек. Возбуждение ежей, предшествовавшее умерщвлению добычи, часто сопровождалось отделением мочи.

Наружные паразиты. Из наружных паразитов на ушастых ежах, по наблюдениям Е. Г. Шлугер, в большом количестве встречались личинки краснотелковых клещей [Trombicula pulchra, Trombicula sp. и Neoschoengastia angusta (in litt.)], нимфы иксодовых клещей (Dermacentor marginatus Sulz. и Haemaphysalis sp.), а также блохи Archaeopsylla erinacei.

## Литература

Аваньин В. В., 1951. Носительство лептоспир у ушастых ежей, Зоол. журн., т. XXX, вып. 4.

Башкиров И. С. и Попов В. А., 1934. Материалы по биологии ежа, Работы Волжско-Камск. зональн. охот.-пром. биостанции, вып. 3.

Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П., 1944. Определитель млекопитающих СССР.

Дергунов Н. И., 1924. Дикая фауна Аскании, Сб. «Аскания-Нова».

Калабухов Н. И., 1928. О пище ежей Северо-Кавказского края и Украины, Изв. Северо-Кавказск. краев. станции защиты раст., № 4.

Огнев С. И., 1928. Звери Восточной Европы и Северной Азии, т. 1.

Шнитников В. Н., 1936. Млекопитающие Семиречья, Изд-во АН СССР.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXV 1956 ВЫП. 7

# КОЛОНИЯ КАНАДСКИХ БОБРОВ (CASTOR CANADENSIS KUHL.) В СССР

С. Н. МАРИН

Институт зоологии АН УССР

В современной фауне род бобров (Castor) представлен евразийским бобром (Castor fiber L.) [1] и канадским, или американским, бобром (C. canadensis Kuhl.) [2]. Первый из них обитает в Европе и Азии, второй — в Северной Америке.

В Советском Союзе канадские бобры имеются лишь на бобровой ферме Воронежского государственного заповедника и, как теперь выяснено, в Ровенской области УССР, где они живут в естественных условиях. Это пока единственное известное местообитание бобров данного вида в СССР. В нашей зоологической литературе имеется несколько кратких и порой разноречивых упоминаний об этих бобрах (Н. П. Лавров, 1946; Арсеньев и Бородина, 1948; Шарлемань, 1949; Кириллов, 1953).

Кроме большого интереса, какой представляет факт обитания канадских бобров в нашей стране в естественных условиях, весьма большую ценность имеют и сами животные для селекционных работ на бобровых фермах.

Канадский бобр во многом очень сходен с речным бобром, обитающим в СССР, но в то же время он имеет и некоторые существенные биологические отличия. Наиболее важным и интересным, с хозяйственной точки зрения, отличием является его более высокая плодовитость. Так, например, у старых самок речного бобра бывает обычно два-три, реже четыре и как исключение — пять бобрят в одном помете. У канадского бобра, по данным многих американских авторов (V. Bailey, 1922; G. W. Bradt, 1938; Ch. E. Jonson, 1927, и др.), обычно бывает четыре-пять-шесть бобрят, а иногда даже семь-восемь. В связи с этим у канадских бобров иной количественный состав семей. Так, Брадт (G. W. Bradt, 1938) указывает, что нередко бобровая семья состоит из 12 животных. У речного бобра такой количественный состав семьи возможен лишь как редкое исключение (так называемые укрупненные семьи).

Из сказанного становится ясным, какую ценность представляют канадские бобры для опытов по их гибридизации с нашим речным бобром, отличающимся, в свою очередь, рядом ценных качеств (бо́льшая устойчивость к некоторым заболеваниям, высокое качество бобровой струи и др.).

Все это побудило нас провести подробное обследование интересного местообитания бобров в Костопольском районе Ровенской области во время двух экспедиционных выездов на место в июле и октябре 1953 г.

---

[1] В специальной литературе этот вид носит название «речной бобр» (Огнев, 1947; Бобринский, Кузнецов, Кузякин, 1944; Виноградов и Громов, 1952). Некоторые авторы называют обитающего на территории СССР бобра «русским бобром» (Л. С. Лавров, 1949).

[2] Некоторые американские систематики различают три вида североамериканских бобров (см. Федюшин, 1935; Огнев, 1947).

Благодаря собранным опросным путем данным и сведениям, полученным от Ровенского областного управления лесного хозяйства, мы выяснили историю возникновения этой бобровой колонии.

Бобровое хозяйство, или «бобровник», было основано на р. Борковой (приток р. Горыни) в 1933 г. бывш. Сусеким лесничеством. «Бобровник» располагался на государственной земле и занимал участок реки с прилегающими к ней 14 кварталами леса. Осенью 1933 г. из г. Познани сюда были привезены и выпущены две пары канадских бобров. В 1934 (1935?) г. оттуда же были привезены еще три зверя — один взрослый самец и двое молодых. Все семь бобров были выпущены на р. Борковой в урочище «Борок». Одна пара зверей вскоре ушла с места выпуска и поселилась в 6—7 км выше по реке, возле с. Маша, остальные поселились в районе выпуска.

В целях предупреждения ухода бобров с места выпуска река была весной следующего года перегорожена в двух местах металлической сеткой; отгороженный участок реки имел протяженность 5—6 км.

Сразу же после выпуска бобров была организована их охрана. Вследствие недостатка в местах бобровых поселений древесных кормов (особенно осины) проводилась регулярная подкормка животных — у нор выкладывалась кормовая морковь и ветки осины. За бобрами велись периодические наблюдения научными сотрудниками одного из варшавских научно-исследовательских институтов.

По данным бывш. Волынского управления лесоохраны, численность бобров на р. Борковой к концу 1938 г. достигала 33 голов. Местные жители, некогда служившие в этом хозяйстве и непосредственно работавшие с бобрами, называют несколько меньшее число — 24 бобра.

За годы Великой Отечественной войны поголовье бобров в колонии заметно сократилось. Сильно пострадали бобровые семьи, особенно находящиеся в верхнем течении реки, в засуху 1946 г., когда только в одном поселении у с. Маша погибло четыре бобра. Имеются сведения о гибели одного бобра в том же поселении в 1950 г. В 1952 г. близ с. Берестовец и в урочище «Борок» от неизвестных причин погибло три бобра — двое взрослых и один годовик. Следует указать, что приведенные данные о гибели бобров не являются полными. Это лишь те сведения, какие нам удалось собрать путем опроса местных жителей. В послевоенные годы фактически никаких мер по охране бобров не осуществлялось.

## Характеристика экологических условий района обитания канадских бобров

Водные условия. Река Борковая—небольшая лесная речка, питающаяся в основном за счет лесных родников (ключей) и весенних талых вод. Приход воды очень небольшой. Лишь в период весеннего разлива уровень воды поднимается настолько, что затопляются некоторые пониженные участки поймы. Ежегодно в летние месяцы уровень сильно понижается и река на значительном протяжении полностью пересыхает. Такой гидрорежим особенно резко выражен в верхней части реки. В нижнем же течении сезонные колебания уровня воды менее значительны, так как там имеется довольно большое число грунтовых источников, обеспечивающих постоянный приход воды.

В период нашего обследования, в июне 1953 г., река оказалась фактически состоящей из двух отдельных частей. Первый участок с водой начинался несколько выше с. Маша и имел протяженность 1,5—2 км. Ширина реки здесь равнялась 2—3 м, глубина — от 0,5 до 1 м в отдельных местах; течения не было. Берега большей частью низкие и лишь местами приподняты (до 1 м) и обрывисты. Ниже этого участка на 3—3,5 км тянулось высохшее русло. Второй участок реки с водой начинался в с. Берестовец и, уже не прерываясь, тянулся до самого устья (6—7 км). Ширина реки в этой части не превышала 5—6 м, за исключением немногих отдельных мест, глубина была различна — от 30—40 см на перекатах до 1 м и более на пониженных местах.

В 1—1,5 км от с. Берестовец ниже по реке в урочище «Борок» сохранилась полуразрушенная мельничная плотина, благодаря которой здесь поддерживается хотя и невысокий, но все же более или менее постоянный уровень воды [3].

---

[3] По словам местных жителей, уровень воды в реке и раньше был сравнительно высоким лишь благодаря плотинам двух действовавших мельниц.

Правый берег всего этого участка реки до впадения ее в р. Горынь — луговой, невысокий (до 1 м), во многих местах обрывистый, т. е. удобен для норения. Левый же берег на значительном протяжении очень высокий, круто поднимающийся в гору на 10—12 м.

Однако несмотря на такой благоприятный для поселения бобров профиль берегов, они далеко не везде могут быть использованы бобрами вследствие сильного падения уровня воды в реке в межень.

Водные условия на р. Борковой в смысле удобства их для жизни бобров, конечно, никак нельзя признать удовлетворительными. Более того — обитание здесь бобров становится даже опасным в тех случаях, когда отдельные их семьи оказываются на небольших изолированных участках реки с чрезвычайно низким уровнем воды (создается угроза полного промерзания водоема) или когда все выходы из бобровых нор оказываются обнаженными и, значит, легко доступными для хищников. Падение уровня воды часто вынуждает животных покидать свои жилища и в поисках воды отправляться в опасные для них сухопутные путешествия.

Кормовые условия. Почти на всем своем протяжении р. Борковая протекает среди зарослей сухого (не топкого!) ольшаника. Ольха — основная древесная порода в пойме. Ивняки (Salix) имеются только на немногочисленных открытых луговых участках. В верхнем отрезке реки они представлены чаще отдельными кустами или небольшими куртинками серой ивы (Salix cinerea), растущими в 50—60 м от уреза воды, что значительно затрудняет использование их бобрами.

В районе урочища «Борок», кроме серой ивы, в небольшом сравнительно количестве растет белотал (S. viminalis), а также ива ломкая (S. fragilis). Здесь ивняки встречаются на участке протяжением не более 1 км в виде небольших отдельных зарослей.

Кроме ольхи и ив, из числа используемых бобрами древесно-кустарниковых пород на р. Борковой в очень небольшом количестве имеются лещина, рябина, малина и черемуха. На одном из участков реки у с. Маща встречается ясень обыкновенный, а на высоком левом берегу в районе урочища «Борок» довольно много граба. Осины — этого излюбленного корма не только речного, но и канадского бобра (Ch. E. Jonson, 1927; A. B. Erickson, 1939; J. E. Townsend, 1953) — на р. Борковой нет совсем.

Что касается летних, травянистых кормов, потребных бобрам, то они, в отличие от кормов древесных, весьма обильны. По всей реке в изобилии имеются такие травы, как лабазник вязолистный (Filipendula ulmaria), крапива двудомная (Urtica dioica), сныть обыкновенная (Aegopodium podagraria), гравилат речной (Geum rivale); много конского щавеля (Rumex confertus), дудника (Angelica silvestris), осота огородного (Sonchus oleraceus). У самой воды и в воде много мяты (Mentha austriaca), рогоза (Typha), осоки (Carex), желтой кубышки (Nuphar luteum).

Оценивая кормовые условия этого места выпуска бобров, надо сказать, что они неблагоприятны, несмотря на обилие травянистых кормов, так как основных древесных кормов, определяющих возможность обитания бобров в том или ином месте, на р. Борковой далеко не достаточно.

## Размещение бобровых поселений на р. Борковой

В июле 1953 г. присутствие бобров было обнаружено всего в двух местах. Одна бобровая семья была найдена на описанном выше изолированном участке реки возле с. Маща. Здесь мы нашли очень большое количество бобровых нор; некоторые из них были обитаемыми. Здесь же находились две небольшие грязевые плотины со свежими следами бобра и довольно много поедей трав, особенно лабазника. Свежих погрызов древесных пород было немного, среди них — погрызы на ольхе, черемухе и — что́ особенно интересно и необычно — на ясене обыкновенном. Недавно срезанное бобрами дерево ясеня имело в диаметре 17 см; часть веток у него была обгрызена и унесена. При повторном посещении этого места в октябре мы нашли около десятка срезанных бобрами ясеней. Вниз по течению от описываемого поселения участок реки с водой тянулся не более чем на 0,5 км — далее уже шло совершенно сухое русло. Бобровая семья оказалась изолированной на небольшом, мелководном и бедном древесными кормами участке реки.

К октябрю уровень воды здесь понизился настолько, что все без исключения норы бобров оказались на сухом берегу, а река превратилась в несколько небольших луж. Никаких признаков присутствия бобров не было. Найденные следы и погрызы имели примерно месячную давность. Вероятно, животные в поисках воды отправились в опасное сухопутное путешествие и погибли.

Следующим местом, где нами было установлено присутствие бобров, оказалось урочище «Борок», т. е. место первоначального выпуска их. Здесь было найдено значительно больше следов деятельности животных, что позволяло судить о присутствии крупной семьи. В июле жилые норы были расположены несколько ниже мельничной плотины, где русло реки углублено до 1,5 м и расширено до 8—10 м. Обрывистые, до 1 м высоты, берега покрыты старым ольшаником и густыми зарослями трав — гравилата, крапивы, лабазника и др.; ивы, т. е. основного древесного корма, здесь совсем нет. Довольно высокий уровень воды поддерживается на этом участке бобровой плотиной, расположенной в 350—400 м ниже по реке. Плотина имела в длину 15 м, в высоту 1,5 м и поднимала уровень воды на 1 м. Основной материал плотины — граб, длина отдельных веток которого достигает 4—5 м при толщине в 5—7 см. Характерно, что кора со всех этих веток граба обгрызена бобрами. Основная масса следов деятельности бобров сосредоточивалась между мельничной и бобровой плотинами. Животных привлекал здесь высокий и постоянный (даже в летний период) уровень воды, обеспечивающий надежные укрытия. По берегам мы видели много бобровых «вылазов» и несколько сильно выбитых троп длиной до 70 м, поднимающихся на высокие берега. В конце двух таких троп мы обнаружили целые деляпки срубленных бобрами деревьев граба диаметром в 5—7 см, а у самой воды, по берегам, — массу поедей гравилата и крапивы. К зарослям трав бобры прорыли канал глубиной 30—40 см и длиной до 10 м.

Немногочисленные свежие следы бобров были нами найдены выше мельничной плотины. Здесь, на месте бывшего мельничного пруда, в 10 м от мельничной плотины, на узком месте река была перегорожена небольшой, в 5—7 м длиной, бобровой плотиной. Мы обратили внимание на большое количество следов деятельности бобров, относящихся к раннему весеннему периоду (погрызы деревьев с почками и молодыми листьями), а также к зимнему времени (остатки зимних запасов корма в воде). На этом же участке сохранились еще две полуразрушенные человеком плотины бобров.

Вследствие разрушения этих плотин уровень воды был низок и выходы из многочисленных бобровых нор были обнажены. Создавалось впечатление, что этот участок еще совсем недавно был занят бобрами.

В октябре и в этом поселении мы нашли большие перемены. К осени бобры переселились с места своего летнего обитания на описанный выше участок реки, находящийся выше мельничной плотины, где имелись запасы (правда небольшие) древесных кормов — ивняков. Бобры полностью восстановили полуразрушенные плотины, подняв ими уровень воды в реке почти на 1 м, и построили еще две новые. Большую работу проделали они на месте бывшего мельничного пруда, где в июле мы видели небольшую бобровую плотину. В октябре на этом месте мы нашли плотину длиной около 50 м, пересекающую залитый водой низкий левый берег реки. Образовавшийся здесь пруд имел в ширину до 70—80 м при средней глубине 55 см. Этим бобры обеспечили себе легкий доступ к ивнякам, растущим вдалеке от основного русла реки. В общей сложности вся система бобровых плотин подняла уровень воды более чем на 1,5 м. Обнаженные летом норы теперь оказались глубоко под водой. Все плотины сделаны были весьма искусно. Характерной особенностью их являлось то, что они были достроены исключительно из сухого валежника, собранного животными по берегам реки.

Таким образом, в описанном поселении был обнаружен весьма интересный и хорошо выраженный пример посезонной смены участков обитания. Располагаясь летом на более удобном в смысле устройства жилья участке реки ниже мельничной плотины, бобры вынуждены осенью, с переходом на питание древесными кормами и началом их заготовки на зиму, переселяться на другое место, так как на летнем участке совсем нет древесных кормов. Весной, с появлением травянистых кормов, происходит обратное перемещение. Существенную роль в этих перемещениях играет также гидрологический режим водоема и деятельность человека (сенокошение, разрушение бобровых плотин).

Кроме описанных двух обитаемых поселений, мы нашли много следов прежнего пребывания бобров на р. Борковой. Старые бобровые норы, плотины и погрызы встречались буквально на всем протяжении реки, от ее истоков до устья, в том числе и на ныне пересохших участках. В ряде мест обилие следов свидетельствовало о нахождении здесь в прошлом крупных семей бобров. Так, например, на одном из участков нижнего течения реки мы насчитали на протяжении около 2 км до 1,5 десятков старых бобровых плотин и несколько десятков разрушенных нор.

Все это с очевидностью говорит о том, что в самом недавнем прошлом на р. Борковой обитало несравненно большее количество канадских бобров. Остается предполагать, что часть их погибла здесь во время Отечественной войны, а также под действием неблагоприятных факторов среды (например, засухи 1946 г.), другие же, видимо, ушли в р. Горынь и рассеялись по обширной территории. Последнее подтвердилось при обследовании отдельных участков этой реки и некоторых ее притоков.

Мы обследовали нижнее течение рек Путиловки и Стубелки, впадающих в р. Горынь в 15—20 км выше устья р. Борковой. Следы пребывания бобров, примерно годичной давности, мы обнаружили на р. Путиловке. Звери, как видно, продержались здесь недолго ввиду отсутствия подходящих условий (главным образом кормов). Отмечен был также случай захода бобров на соседнюю речку Стубелку: в 1943 (1944?) г., по имеющимся сведениям, у с. Красная Руда был убит один бобр.

Следы недавнего обитания бобров мы нашли на старом русле р. Горыни в районе сел. Оржев-Суск (еще выше по Горыни на 15 км). По свидетельству местных жителей, бобров здесь добывали в годы Отечественной войны.

Весьма неблагополучное положение с бобрами в Ровенской области вызвало вполне понятную тревогу за судьбу немногих еще уцелевших канадских бобров и дало нам основание поставить перед заинтересованными организациями вопрос о необходимости срочных мер по спасению этих ценных животных: отлова бобров для последующего выпуска в места с благоприятными условиями или же использования их для селекционных работ на бобровой ферме.

В октябре 1953 г. на р. Борковой сотрудниками Воронежского заповедника были отловлены два бобра. Оба зверя оказались самцами. Один из них был старый и весил 25—26 кг, другой — 2—3-летнего возраста. Пойманные звери оказались типичными экземплярами вида C. canadensis Kuhl.

Мы считаем необходимым возобновить прерванные работы по отлову канадских бобров на р. Борковой и дополнительно провести обследование ближайших участков р. Горыни и ее притоков, где также возможно присутствие бобров, выселившихся с р. Борковой.

### Некоторые данные по экологии канадских бобров на р. Борковой

Климатические условия Ровенской области (средняя годовая температура 7,3°) вполне благоприятствуют обитанию там бобров. Показатель-

ным фактом является совпадение сроков начала заготовки бобрами кормов на зиму в условиях Ровенской области и в северных районах США (L. Tevis, 1950). Надо полагать, что сезонный ритм активности у завезенных бобров существенно не изменился. Важно также отметить, что в первые годы жизни бобров в новых условиях животные находились под опекой человека ( подкормка, охрана и т. д.), что и обеспечило успех акклиматизации в первые годы. В последующие же годы истощение кормовой базы и затрудненный доступ к кормам после сокращения площади водной поверхности вызвали перемещения (переселения) бобров, кончавшиеся нередко их гибелью, что постепенно привело к распаду всего очага.

Изучая экологию канадского бобра в Ровенской области и сравнивая ее с экологией нашего речного бобра, мы увидели, что, наряду со многими чертами сходства, в поведении первых имеются и некоторые отличительные особенности. Например, у канадских бобров на р. Борковой весьма сильно проявляется «строительная» деятельность. Наличие очень большого количества бобровых плотин на реке с самого начала служило нам некоторым косвенным подтверждением того, что здесь обитают именно канадские бобры. Интенсивная «строительная» активность вообще является характерной особенностью поведения бобров этого вида (J. Grasse, 1951).

По полученным нами сведениям, в первые годы после выпуска бобров часть семей жила в хатках, выстроенных ими на обширном мельничном пруду. В настоящее же время жилищами бобрам служат только норы, хотя по берегам здесь имеются места, вполне пригодные и для постройки домиков. Однако бобры их уже не строят. Одной из возможных причин этого является непостоянный гидрорежим водоема. Частые и значительные изменения уровня воды заставляют бобров менять жилища, т. е. устраивать новые норы, что, понятно, проще, чем частое строительство новых домиков. По той же причине и норы, которые нам приходилось вскрывать при отлове бобров, просты по устройству и производят впечатление временных. Мы не нашли ни одной такой сложной норы, какие нам приходилось видеть в Воронежском заповеднике.

Обитание бобров на р. Борковой только в норах (а не в хатках) вызвано, повидимому, еще и постоянным беспокойством, причиняемым людьми.

## Питание

В питании канадского бобра в естественных условиях на его родине, т. е. в Северной Америке, и в питании нашего речного бобра имеется довольно много сходства. В большей мере это относится к поеданию древесных кормов. Предпочитаемой, излюбленной пищей канадского бобра, как и речного, являются осина и тополь (род Populus). Затем идут ивы, береза, дикая вишня, ольха, кустовые клены. Поедаются бобрами также лещина, рябина, яблоня, дуб, малина, смородина, ирга и некоторые другие. Хвойные породы канадские бобры поедают лишь случайно и в небольшом количестве (L. Couch, 1942; V. Bailey, 1922; Ch. E. Jonson, 1927; J. E. Townsend, 1953).

На составе кормов как речного, так и канадского бобра сказываются и географические различия. Однако предпочитаемыми повсюду остаются одни и те же древесные породы. Факты, подтверждающие это, мы увидели и в Ровенской области, т. е. на совершенно новом для канадского бобра месте.

Ранее, как рассказали нам старожилы, на р. Борковой, хотя и не часто, но все же встречались осины. Сейчас их там нет совсем. Бобры разыскали и уничтожили даже деревья, росшие на значительном расстоянии от реки. В настоящее время основу осенне-зимнего питания бобров состав-

ляют ивы, которые также охотно поедаются канадскими бобрами на их родине.

На р. Борковой мы обнаружили весьма интересные особенности в питании бобров. Как сказано выше, в бобровом поселении близ с. Маща мы нашли около десятка срезанных бобрами деревьев ясеня обыкновенного диаметром от 15 до 20 см, у которых небольшая часть ветвей была объедена. Насколько нам известно, ни в одном местообитании речного бобра в СССР не отмечалось поедания этой породы. Необычным кормом является ясень и для канадского бобра. Так, Бейли (V. Bailey, 1922) указывает, что «бобр (канадский.— *С. М.*) лишь в силу необходимости грызет такой твердый лес, как ясень». Так же редко используют бобры в Америке граб (A. R. Shadle a. T. S. Austin, 1939). Обычно эта порода отсутствует даже в списках случайно поедаемых бобрами видов растений, приводимых некоторыми авторами. В нашем случае, как уже указывалось выше, бобры использовали граб довольно интенсивно. В июле мы находили целые делянки свежесрезанных небольших деревьев граба на значительном расстоянии от реки. Поедания граба речным бобром в СССР не наблюдалось, кроме единственного случая, описанного Л. А. Портенко (1926, стр. 33).

В описываемом нами случае поедание канадскими бобрами ясеня и граба является несомненно вынужденным, вызванным недостатком основных кормов. Значение их в общем рационе было, видимо, невелико.

Что касается летнего питания канадских бобров, т. е. использования ими травянистых кормов, то надо заметить, что в просмотренной нами американской литературе по бобру имеется очень мало сведений на этот счет; авторами указывается очень мало видов травянистых растений, поедаемых бобрами. Тоунсенд (J. E. Townsend, 1953), например, пишет, что и в летние месяцы бобры предпочитают питаться древесными породами — осиной и ивами. Из числа травянистых растений, «поедаемых в небольшом количестве», он называет только мяту и борщевик (Heracleum maximum). Брадт (1938) отмечает у бобров тенденцию «к использованию водных растений в пищу в течение летних месяцев». Он называет следующие виды: рдест, стрелолист, ряску, элодею, белую кувшинку и желтую кубышку (корневища). Автор подчеркивает довольно широкое использование этих растений бобрами.

Тевис (L. Tevis, 1950), специально изучавший жизнь бобров в летний период, указывает, что наибольшее значение в их питании в это время имели водные растения — валлиснерия (Vallisneria americana) и водяная зараза (Anacharis canadensis).

Из перечисленных выше видов травянистых растений канадские бобры в Ровенской области поедали лишь мяту и корневища желтой кубышки, причем и то и другое в весьма небольшом количестве.

Основу летнего питания канадских бобров на р. Борковой составляют те же самые виды травянистых растений, какие предпочитаются и речными бобрами. Это в первую очередь таволга вязолистная, гравилат речной, сныть обыкновенная, крапива двудомная, а также конский щавель, осот, дудник и др. Поеди всех этих трав были найдены нами в очень большом количестве. Оказание предпочтения именно этим, а не каким-либо другим видам растений является чрезвычайно интересным фактом.

Итак, в экологии канадских бобров на р. Борковой мы видим ряд особенностей, которые можно расценивать как элементы приспособления животных к новым для них условиям среды. Это прежде всего относится к питанию. Проявленная бобрами широкая избирательная способность в отношении питания свидетельствует о большой экологической пластичности этого вида.

Все это убедительно говорит о том, что канадского бобра можно успешно разводить в нашей стране в таких же стациях, какие заселяются речным бобром.

## Литература


Арсеньев В. А. и Бородина М. Н., 1948. Расселение и численность речного бобра в СССР, Охрана природы, № 4.

Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П., 1944. Определитель млекопитающих СССР, М.

Виноградов Б. С. и Громов И. М., 1952. Грызуны фауны СССР, Изд-во АН СССР.

Кириллов Ю. Н., 1953. Распространение речного бобра в Украинской ССР, Тр. ВНИО, т. XIII.

Лавров Л. С., 1949. Разведение бобров в клетках, Каракулеводство и звероводство, № 1.

Лавров Н. П., 1946. Акклиматизация и реакклиматизация пушных зверей в СССР, М

Огнев С. И., 1947. Звери СССР и прилежащих стран, т. V, Изд-во АН СССР.

Портенко Л. А., 1926. Бобры на р. Тетереве в Киевской губ., Бюлл. МОИП, отд. биол., т. XXXV.

Федюшин А. В., 1935. Речной бобр, его история, жизнь и опыты по размножению, М.

Шарлемань Н. В., 1949. Речные бобры на Украине, Н.-метод. зап. Гл. упр. по заповедникам, вып. XIII.

Bailey V., 1922. Beaver habits, beaver control and possibilities in beaver farming, U. S. Depart. Agricult., Bull. No. 1078.

Bradt G. W., 1938. A study of beaver colonies in Michigan, J. Mammol., vol. 19, No. 2.

Couch L., 1942. Trapping and transplanting live beavers, Washington D. C.

Erickson A. B., 1939. Beaver population in Pine County, Minnesota, J. Mammol., vol. 20, No. 2.

Grasse J., 1951. Beaver ecology and management in the Rockies, J. Forestry, vol. 49, No. 1.

Jonson Ch. E., 1927. The beaver in the Adirondacks: its economies and natural history, Roosvelt Wild Life Bull., vol. 4, No. 4.

Shadle A. R. a. Austin T. S., 1939. Fifteen months of beaver work at Allegany State Park, N. Y., J. Mammol., vol. 20, No. 3.

Tevis L., 1950. Summer behavior of a family of beavers in New York State, J. Mammol., vol. 31, No. 1.

Townsend J. E., 1953. Beaver ecology in Western Montana with special reference to mouvements, J. Mammol., vol. 34, No. 4.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXXV 1956 ВЫП. 7

# ЗУДНЕВАЯ ЧЕСОТКА ЛИСИЦ В ЭСТОНСКОЙ ССР

Х. И. ЛИНГ

Институт зоологии и ботаники АН Эстонской ССР

## Введение

Чесотка — встречающееся у лисиц заболевание, возбудителем которого является паразитирующий в коже чесоточный зудень Acarus siro var. vulpis Fürst. Встречаясь в виде нескольких вариететов, чесоточные зудни паразитируют на многих домашних и диких животных, а также на человеке. Как было экспериментально установлено и как уже давно показали наблюдения в природе, чесоточные зудни, паразитирующие на одном виде животных, могут переходить на другой вид, претерпевая при этом изменение [таким путем Ю. А. Герасимовым (1949, 1953) было экспериментально показано превращение A. siro var. equi в A. siro var. vulpis]. В Эстонской ССР обнаружены зараженные чесоточным зуднем волки, а также рыси, в Литовской ССР — зараженные барсуки. Наблюдалось также много случаев, когда контакт с чесоточными лисицами вызывал заражение собак и даже человека.

По морфологии и экологии чесоточного зудня накопился довольно богатый материал (Оленев, 1932; Павловский, 1948; Герасимов, 1949, 1950, 1953; Дубницкий, 1952; Дубинин, 1954, и др.). По современным данным, развитие чесоточного зудня длится примерно 2 недели, причем половозрелые особи живут 40—50 дней; самки-зудни за это время откладывают 20—50 яиц. Помимо того, что чесоточные зудни могут переходить с одного вида хозяев на другой, заражение может осуществляться не только при прямом контакте с зараженной особью (контактное заражение), но также и через предметы, норы и т. д. (непрямое заражение). В отношении внешних условий чесоточные зудни являются сравнительно выносливыми, живя вне тела хозяина (в норах) в летний и осенний периоды более 2 недель, при меняющейся температуре в те же периоды —7—10 суток, а под действием солнечных лучей — лишь 3—8 час. При низких температурах продолжительность жизни чесоточных зудней значительно короче: при —5° в течение суток погибает 75%, при —10°—100% особей, а при —15° они погибают в течение нескольких часов (Герасимов, 1953).

Целью настоящей работы является анализ процесса распространения чесотки и влияния ее на популяцию лисиц. Материалом для работы служат данные, собранные автором в Эстонской ССР с 1950 по 1954 г., о распространении чесотки и влиянии ее на популяцию, а также данные, полученные в 1953 и 1954 гг. путем проведения специальной анкеты и вопросника. В итоге по всей территории Эстонской ССР получены сведения примерно из 300 мест.

## Данные о распространении чесотки по территории Эстонской ССР

Первые сведения об обнаружении чесоточных лисиц на территории Эстонской ССР относятся к периоду после первой мировой войны, когда наблюдались отдельные очаги чесотки [например, в Пайдеском районе (Сымеру), в Куллама, на о-ве Муху около 1920 г.].

Гораздо более широкое распространение чесотка получила начиная с 1941—1942 гг. как на наших западных островах, так и на материке.

Первые данные о наличии чесотки у лисиц на западных островах относятся к 1942 г., причем очаг заражения[1] находился в западной части о-ва Саарема (Эзель) (рис. 1). В том же году заразился чесоткой один охотник при снимании шкурки с лисицы (Кууснымме). В декабре 1943 г. одна чесоточная особь была добыта в Пёйтсе (Карьяласма) — в северной части о-ва Саарема. В 1944 г. наблюдаются первые пораженные чесоткой особи в районе Хирмусте. К 1945 г. чесотка была отмечена и в восточной части Саарема (Ориссареский район), а также в ряде мест западной его части. К 1945—1946 г. заболевание распространилось по всему острову.

На о-ве Муху первые особи, пораженные чесоткой, были добыты осенью 1947 г. (в западной части острова); в 1948 г. чесоточные особи были добыты уже и в центральной и восточной частях Муху (рис. 2).

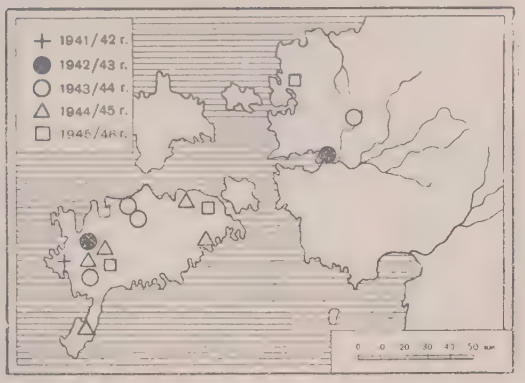



Рис. 1. Распространение чесотки в 1941—1946 гг. на о-ве Саарема и на западе материковой части Эстонской ССР

Данные о начале распространения чесотки на о-ве Хийума отсутствуют. Большое количество павших от чесотки лисиц было найдено в 1947—1948 гг. в западной части Хийума. На островках около Хийума первые чесоточные лисицы наблюдались летом 1946 г. Таким образом, можно считать вероятным, что чесотка перекинулась с Саарема на Хийума в 1946 г.

На материковой части Эстонской ССР павшие от чесотки лисицы были впервые найдены в 1942 г. в тростниках Матсулаского залива. В 1943 г. была добыта одна и обнаружены павшими две чесоточные особи вблизи Куллама. В том же месте чесотка наблюдалась и в последующие годы, заражая почти всю местную популяцию[2] в период с 1943 по 1945 и с 1948 по 1951 г. (в промежуточный период — с 1946 по 1947 г. — чесоточных особей было очень мало). В 1942—1944 гг. в других местах чесоточные особи не наблюдались (рис. 1).

Зимой 1945/46 г. зараженные чесоткой особи наблюдались в Хаапсалуском районе (в Суглепа) на расстоянии около 30—40 км от Матсалуского залива и Куллама.

В 1946/47 г. (рис. 2) в том же районе между Метсалуским заливом и Ноароотси отмечены два новых места обнаружения чесотки. Возможно также, что больные лисицы перешли с о-ва Саарема на материк примерно тогда же, поскольку чесоточные лисицы встречались в то время на островах около Хийума (на Тондилайде чесоточные лисицы были найдены еще в 1953 г.), а также на о-ве Вормси.

В 1947/48 г. чесотка лисиц распространяется в восточном направлении — в Кейласком районе (в Аудевялья), а отдельные заболевания наблюдаются в Локсаском районе (в Колга) и Ракверескому районе — пер-

---

[1] Очаг заражения — место, где лисицы впервые заразились чесоточными зудними и откуда идет распространение чесотки. Вокруг очага заражения создается первичный очаг расселения чесотки лисиц, распространяющейся более или менее непрерывно как во времени так и в пространстве. Вторичные очаги расселения возникают в результате дальних перекочевок отдельных зараженных особей из первичного очага расселения.

[2] Средняя площадь подвергшихся наблюдению участков составляла около 50 км².

вое на расстоянии около 100, а второе — около 130 км от места обнаружения чесотки в Кейласком районе. Одна чесоточная лисица была пой-

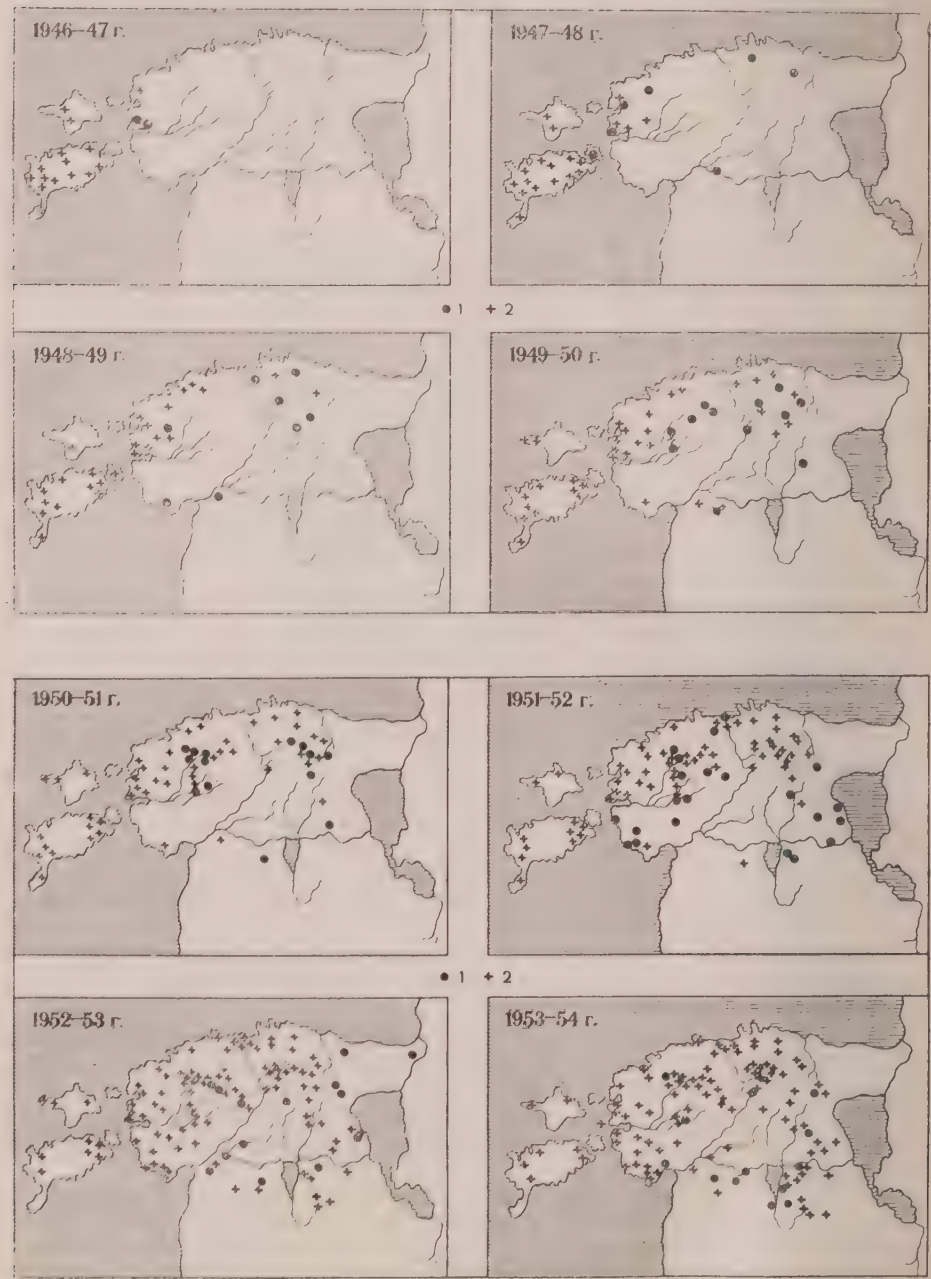



Рис. 2. Распространение чесотки в 1946—1954 гг. на территории Эстонской ССР
1 — места, где в данном году впервые была зарегистрирована чесотка, 2 — места, где чесотка наблюдалась уже в прежние годы

мана в Вастсемыйзаском лесничестве (около 80 км к юго-востоку от мест обнаружения чесотки на побережье Матсалуского залива). В 1948/49 г.

чесоточные особи были найдены в Вяянаском лесничестве. Новые места обнаружения находятся примерно на расстоянии от 50 до 100 км к востоку от первичного очага расселения чесотки (четыре новых места обнаружения: в Куусалу, в Вяйке-Марья — две особи, в Варангуском лесничестве, в районе Лехтсе-Янеда). К югу и юго-востоку от первичного очага расселения наблюдаются два отдельных случая заболевания чесоткой — в Тыстамаском и Таалиском лесничествах.

К 1949/50 г. чесотка распространилась к востоку. В южном направлении территория, охваченная чесоткой, расширилась всего лишь приблизительно на 20 км. В Каарепереском лесничестве добывают отдельных чесоточных лисиц.

К 1950/51 г. на территории очага расселения произошло дальнейшее увеличение количества мест, в которых встречалась чесотка лисиц, как в западной, так и восточной части. В восточном направлении чесоточные лисицы встречаются уже в пределах Роелаского лесничества; одна пораженная чесоткой лисица добыта около оз. Саадьярв, одна — в Лоодиском лесничестве.

К 1951/52 г. территория распространения чесотки значительно расширилась, особенно в юго-западном направлении, где чесоточных лисиц добывали недалеко от Виртсу (две особи осенью 1951 г.), в Варбласком и Тыстамаском лесничествах. Южная граница распространения чесотки продвинулась приблизительно на 20 км к югу, достигнув Куузикуского, Велизеского и Вахастуского лесничеств. В восточном направлении чесотка достигает Паасвереского лесничества (апрель 1952 г.). Резко повышается число обнаруживаемых чесоточных лисиц на участках западного побережья оз. Пейпси: в начале декабря 1951 г. одну чесоточную особь добыли в Луунья (Тартуский район), в середине марта 1952 г. одна особь, совершенно лишенная волос, добыта около оз. Элиствере, в Каллластеском районе большинство добытых лисиц оказываются чесоточными. Самым южным местом обнаружения пораженных чесоткой лисиц является Эльваский район, где в декабре 1951 и в январе 1952 гг. застрелили двух совершенно безволосых особей. К 1952/53 г. чесотка распространилась уже по всей северной Эстонии: отдельные чесоточные особи обнаружены в Сондаском и Вайварском лесничествах, а в декабре 1952 г.— также и в Веневереском лесничестве. В значительно более широком масштабе чесотка встречается в Йыгеваском, Тартуском и Эльваском районах. В районе нижнего и среднего течения бассейна р. Пярну наблюдаются отдельные чесоточные особи в Таалиском и Каансоском лесничествах. Двух чесоточных особей застрелили в Ыйзуском лесничестве. К 1953/54 г. территория распространения чесотки значительно изменилась лишь на участке, расположенном между озерами Пейпси и Выртсьярв: чесоточных особей впервые добыли в Отепяском и Тырваском районах. Продолжается увеличение числа находок чесоточных лисиц на участке между Пярну и оз. Выртсьярв: одна чесоточная особь добыта в Халлсте (Кыпуское лесничество), одна — в северной части Ыйзуского лесничества, одна — вблизи г. Вильянди.

## Влияние чесотки на популяцию лисиц

В отношении влияния чесотки на популяцию зараженных лисиц в литературе приведены лишь немногие заметки. А. Ф. Чиркова (1941) отмечает, что при резко выраженном заболевании больные лисицы не приносят приплода, а при более слабой степени поражения нарастание численности лисиц снижается. Ю. А. Герасимов (1949) проводил наблюдения в течение двух зим на опытном участке размером в 400 км² (в Киевской области). На этом участке в первую зиму (1947/48 г.) было добыто всего 36 лисиц, из которых чесоточными оказалось 14 (39%); во вторую зиму всего было добыто 23 лисицы, из них три (13%) чесоточные.

Автор отмечает сокращение числа заготовленных шкурок лисиц и резкое снижение количества чесоточных особей во вторую зиму, а также устойчивость числа здоровых особей (в первую зиму было добыто 22, во вторую — 20 здоровых особей).

По данным того же автора (полученным при осмотре заготовленных шкурок), в некоторых районах областей, охваченных чесоткой (3—5 лет тому назад), число зараженных чесоткой особей составляло 2—3%, в отдельных — даже 15—23% общего количества добытых лисиц.

До изложения относящегося к данному вопросу фактического материала по Эстонской ССР необходимо сделать некоторые замечания.

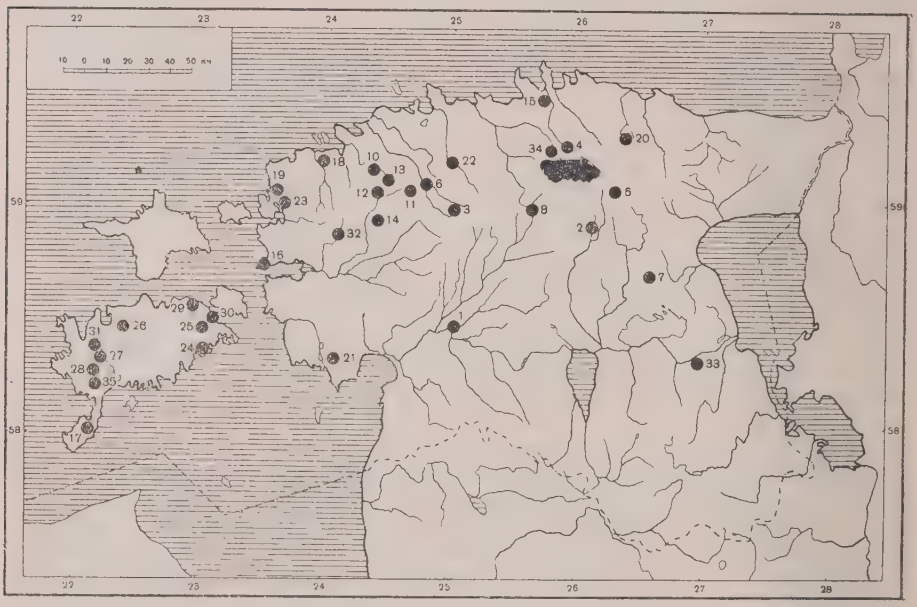



Рис. 3. Места, откуда исходят данные о влиянии чесотки на популяцию лисиц
Нумерация здесь и на рис. 4 и 5 находится в соответствии

1. Показателем степени зараженности популяции какой-либо территории принято считать соотношение добытых в данном месте здоровых и чесоточных лисиц, которое примерно и соответствует фактическому соотношению таковых в популяции; данные по заготовке шкурок не использованы, поскольку они даже приближенно не отражают степени зараженности популяции.

2. Для выяснения влияния чесотки на численность популяции использованы как абсолютные числа (количество особей, добытых в разные зимы) с целью сравнения их в разрезе отдельных лет, так и оценка численности, произведенная по отдельным годам местными охотниками-спортсменами; в этом отношении вполне могут быть использованы также и данные по заготовке шкурок. Принимая во внимание различные посторонние факторы (помимо численности лисиц), влияющие на успешность охоты, как-то: погоду, снеговой покров, наличие или отсутствие собак и т. д.,— при установлении уровня численности популяции мы в основном исходили именно из оценок численности, данных местными охотниками-спортсменами.

Часть собранных на территории Эстонской ССР данных о влиянии чесотки на популяцию лисиц приведена на рис. 3, 4 и 5. Как видно из рисунков, заражение популяции происходит не сразу, а постепенно, в течение ряда лет. При этом даже на протяжении длительного срока почти

никогда не заражается вся популяция, а максимум 80—90% ее. В то же самое время в ряде мест наблюдается (рис. 4, *1—8*) максимальное заражение популяции лишь в пределах 20—50%, причем даже в центре охва-

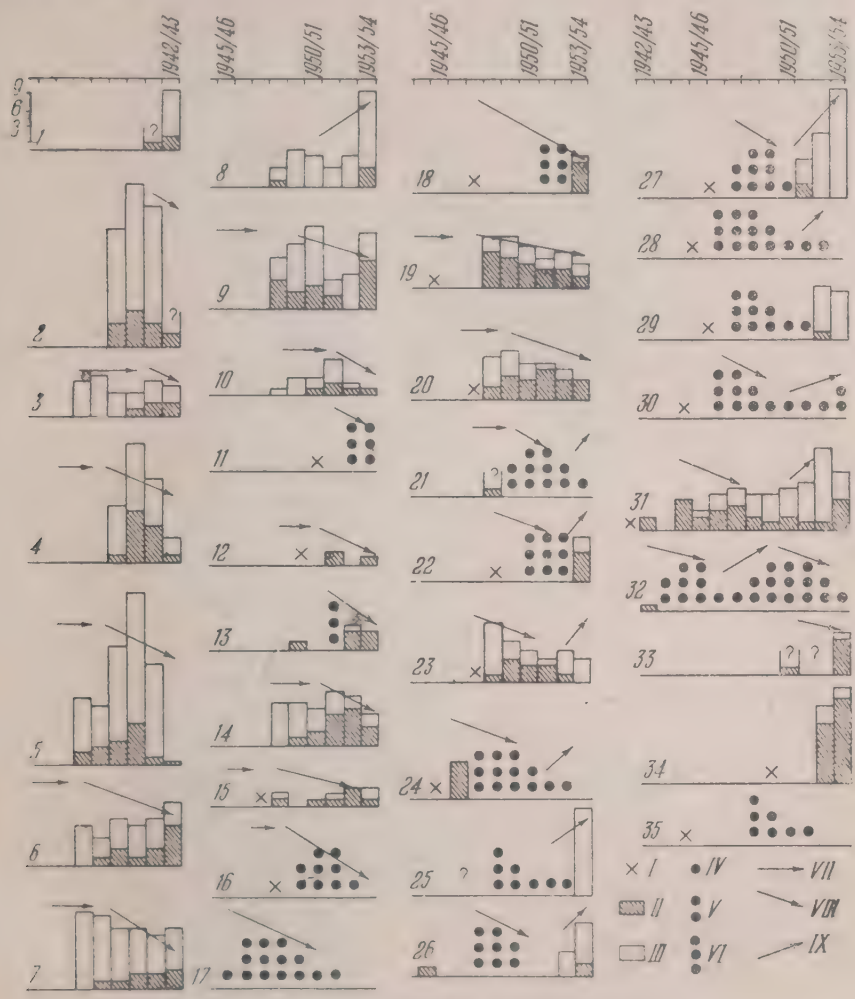



**Рис. 4. Влияние чесотки на популяцию лисиц**

*I* — начало чесотки, *II* — количество добытых чесоточных особей, *III* — количество добытых здоровых особей, *IV* — количество зараженных чесоткой особей небольшое, *V* — количество зараженных значительное, *VI* — количество зараженных очень значительное, *VII* — численность популяции лисиц высокая, *VIII* — уменьшение численности, *IX* — увеличение численности

ченных чесоткой участков остаются места, совершенно свободные от заболевания. Так, например, на о-ве Саарема — в Кангруселья до 1953 г. не было замечено или добыто ни одной чесоточной лисицы, в Вийду с 1945 по 1953 г. встречались лишь отдельные зараженные особи, в лесах Карьяласма-Линнусе чесоточные лисицы также не наблюдаются, хотя их в большом количестве встречали и добывали вблизи приморских населенных пунктов и на побережье — всего лишь на расстоянии около 10 км. Аналогичные данные получены и на материке: в Таммикуском лесничестве лисицы, обитающие на болотах и в лесных массивах, еще в 1954 г. не были поражены чесоткой, но на открытых ландшафтах уже с 1949 г. наблюдались зараженные особи — близ полей, на окраинах лесов; на участках западного побережья оз. Пейпси чесотка встречается с 1951 г.,

но также лишь на открытых участках или заселенных территориях — в лесах зараженных особей почти совсем не встречается (в больших лесах вблизи Вара в 1953/54 г. было добыто 13 лисиц, среди которых не было ни одной зараженной) и т. д.

Как видно уже из вышеприведенных данных, более крупные участки природных ландшафтов преграждают и замедляют распространение чесотки (рис. 6). Из анализа же данных о заражении популяции, приведенных на рис. 5 и 6, видно, что как распространение чесотки, так и заражение популяции бывают различными, в зависимости от того, где отмечены эти явления — в условиях природных или культурных ландшафтов.

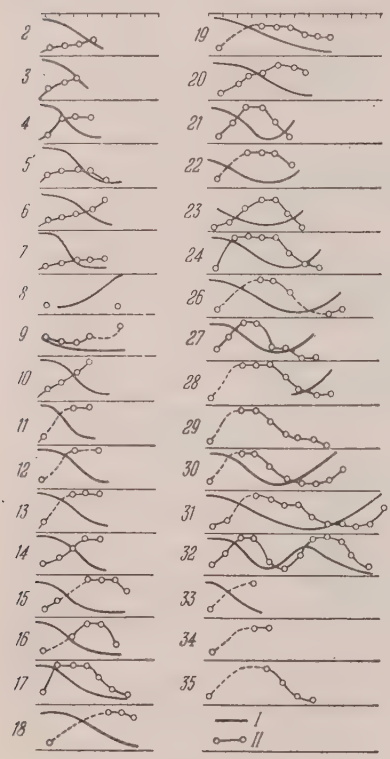



Рис. 5. Соотношение между количеством зараженных чесоткой лисиц и общей численностью популяции

*I* — численность популяции, *II* — количество зараженных лисиц. Каждое деление на верхнем крае графика отвечает 1 году

Поскольку заражение какой-нибудь популяции возможно лишь при иммиграции зараженных особей и последовавшем контактном заражении или при использовании общей норы, является вероятным, что заболевшие особи при передвижении и выборе мест обитания предпочитают культурные ландшафты как места, облегчающие лисице добывание корма. В качестве других причин можно назвать также относительно более низкую плотность населения лисицы в природных ландшафтах, меньший радиус деятельности и более редкое использование нор. Особенно на о-ве Саарема (по данным местных охотников-спортсменов) можно отметить значительные различия в повадках лисиц, обитающих в лесном массиве и в культурном ландшафте. Лисицы, живущие в открытых ландшафтах, делают перед гончими большие круги; при интенсивном преследовании в качестве убежищ нередко используют норы также и в осенний и зимний периоды; при наступлении зимы скопляются на прибрежных участках в зарослях камышей. Как показали опыты Ю. А. Герасимова (1949), условия нор в летний и осенний периоды являются оптимальными для чесоточных зудней (здесь они выживали более 2 недель). Лисицы, живущие в лесных районах, делают перед гончими гораздо меньшие круги и используют норы в осенний и зимний периоды лишь в исключительных случаях.

Влияние чесотки на популяцию проявляется в значительном снижении численности ее. Из собранных данных видно, что большинство (если не все) зараженных особей погибает. В особенно большом количестве зараженные лисицы погибают зимой от холода и голода. Когда животные полностью лишаются защищающего их волосяного покрова, уже при незначительном похолодании у них, видимо, угасает оборонительный инстинкт, и они проникают даже в человеческое жилье, на скотные дворы, в сараи, где их убивают даже дубиной. Во время максимального распространения чесотки нередко случается находить одновременно четыре-пять трупов в сараях, подпольях и других местах. Способность к лову добычи у больных особей значительно снижается — по всей вероятности, это про-

исходит, в частности, по причине выключения органа обоняния (едкое зловоние чесоточных лисиц в природе может восприниматься уже издалека даже человеком). Ввиду истощения зараженные особи не в силах убежать от собак. Под влиянием голода лисицы даже летом в дневное время заходят в деревни для ловли домашней птицы.

На основании всех собранных по нашей территории данных можно утверждать, что снижение численности популяции после ее заражения чесоткой является правилом, исключений из которого до сих пор не на-

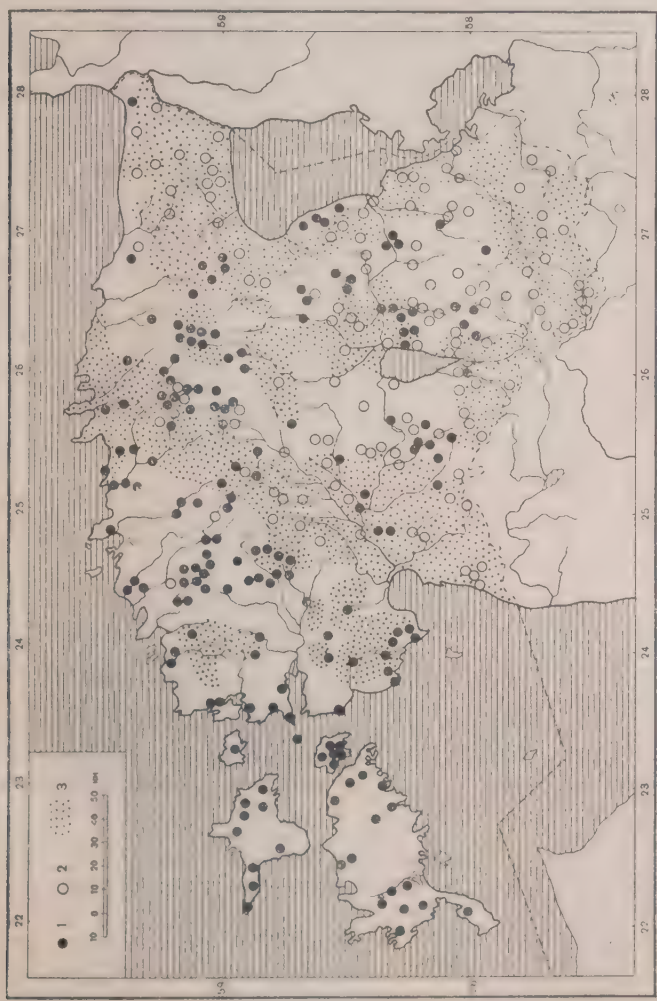



Рис. 6. Распространение чесотки лисиц по территории Эстонской ССР в зависимости от природных ландшафтов

1—места, где с 1941 до 1954 г. наблюдалась чесотка лисиц, 2—места, где чесотка не обнаружена, 3—природные ландшафты, т. е. участки, покрытые преимущественно лесами и болотами

блюдалось. При этом снижение численности популяции, по понятным причинам, всегда происходит с небольшим запозданием по сравнению с подъемом кривой распространения заражения чесоткой (рис. 5). За максимумом заражения чесоткой немедленно следует также и значительное уменьшение численности популяции. Во многих местах лисицы становятся редкими животными, следы которых можно встретить лишь несколько раз в течение зимы. Поэтому на участках, охваченных чесоткой, значительно снижается также и количество заготавливаемых шкурок: например, по всему о-ву Саарема были заготовлены во время максимума чесотки в 1948 г. 4 шкурки, в 1949 г.— 1 шкурка и в 1950 г.— 13 шкурок. Такое же

уменьшение числа заготавливаемых шкурок можно отметить и в западной и северо-западной части Эстонской ССР начиная с 1949 г.

За максимумом заражения и значительным уменьшением численности следует также и снижение процента зараженных особей. По всей вероятности, это обусловлено снижением плотности населения до предела, при котором возможность контакта между отдельными особями является минимальной. Большинство чесоточных особей погибает, остаются лишь отдельные зараженные особи. С этого момента начинается восстановление численности популяции за счет размножения неболевших особей и, вероятно, за счет здоровых соседних популяций (рис. 4 и 5, *20—31*). Восстановление происходит довольно быстро — примерно за тот же срок, за какой происходило и значительное снижение численности популяции. Так, например, на о-ве Саарема число заготовленных лисьих шкурок возросло к 1953 г. более чем в 30 раз по сравнению с 1948—1950 гг.

К факторам, благоприятствующим такому быстрому восстановлению численности, наряду с большой экологической валентностью и скоростью размножения самого вида, следует отнести еще и наблюдавшееся в биоценозе увеличение — в результате временного отсутствия лисиц—кормовых запасов, особенно зайцев и дичи. Хотя в настоящее время нет еще массовых данных о дальнейшем влиянии чесотки, материалы, собранные на о-ве Саарема и в северо-западной Эстонии, показывают, что за повышением численности популяции следует новое значительное распространение чесотки в популяции и повторяется почти такая же картина, какая наблюдалась и при заражении популяции в первый раз; в течение короткого срока заражается большая часть популяции, заражение достигает максимума, численность популяции уменьшается, а вслед за тем снижается и процент зараженных особей.

## О некоторых закономерностях распространения чесотки и заражения популяции

Первичными источниками заражения лисиц, по всей вероятности, были зараженные чесоточными зуднями лошади. При учете всех данных о наличии и распространении чесотки на нашей территории с 1942 по 1954 г. оказывается, что очагов заражения на всей территории Эстонской ССР имелось, вероятно, только два — в западной части Саарема и в районе Матсалуского залива. В обоих местах очаги заражения возникли одновременно — вероятно, в 1941 или 1942 г. В отношении Саарема имеются данные об использовании в то время чесоточных лошадей (выбракованных армией), часть которых была забита и закопана в лесу. Расширение первичного очага расселения чесотки лисиц, ведущего начало от очага заражения, происходило вначале медленно как на островах, так и на материке. Заметное расширение первичного очага началось лишь с 1947 г.

Отдельные зараженные особи перекочевали по проходящим через территорию природного ландшафта промежуточной Эстонии узким полосам культурного ландшафта в Локсаский и Раквереский районы (рис. 2 и 6), где образовался вторичный очаг расселения чесотки, от которого в последующие годы, в свою очередь, происходила иррадиация заражения к югу и востоку. Аналогичные вторичные очаги распространения чесотки образуются начиная с 1948/49 г. в окрестности Тыстама-Аудру и примерно с того же времени — также и на участках среднего течения р. Пярну. При иррадиации чесотки, образовании вторичного очага ее расселения и заражении местной популяции существенно различать два момента: 1) поступление зараженных особей из первичного очага расселения чесотки и 2) распространение заражения в местной популяции. Поскольку переносчиками заражения являются сами лисицы, то картина распространения чесотки отражает также передвижение осо-

бей внутри ареала. Представленные выше данные о распространении чесотки по нашей территории соответствуют данным о передвижении лисиц внутри ареала, полученным в результате мечения их. По данным А. Ф. Чирковой (1955), к зиме лисицы, меченные в Калининской области, мигрировали не более чем за 15—30 км от места летнего мечения, за исключением одной особи, добытой на расстоянии 120 км от места мечения. Скорость продвижения чесотки от первичного очага расселения равна примерно 20—30 км в год, не считая образования вторичных очагов и их иррадиации (рис. 7).

Для развития вторичных очагов характерны вначале «застой», длящийся иногда в течение нескольких лет, и лишь вслед за тем «расцвет» очага, явно похожий на вспышку. Это объясняется характером образова-

Рис. 7. Скорость распространения чесотки лисиц на материковой части Эстонской ССР с 1947/48 по 1954 г.

ния вторичных очагов и влиянием первичного очага расселения. Вторичный очаг расселения образуется за счет отдельных, перекочевавших на дальнее расстояние от первичного очага, зараженных особей. Скорость же распространения заражения зависит от числа зараженных особей. Таким образом, для заражения популяции, находящейся в определенном месте, от одной или двух особей требуется гораздо больше времени, чем при наличии большего количества зараженных особей. В то же время

поступление новых зараженных особей из первичного очага расселения чесотки продолжается также и в последующие годы и в тем большем количестве, чем более приближается первичный очаг расселения. Это, вероятно, и обусловливает быстрый расцвет вторичного очага, а также обширную иррадиацию чесотки.

Тем же процессом — поступлением или, вернее, отсутствием поступления зараженных особей — объясняется и медленное расширение в первые годы первичного очага расселения чесотки, ведущего начало от очага заражения. Данные, полученные по участкам культурного ландшафта, о заражении популяции и изменении ее численности можно обобщить и свести к графику, изображенному на рис. 8. На протяжении одного цикла заражения (охватывающего период от начала заражения чесоткой и снижения численности популяции до затухания чесотки и нового повышения численности) как заражение популяции, так и изменения ее численности происходят более или менее закономерно.

В течение I фазы — фазы заражения — происходит распространение заражения популяции. Период, на протяжении которого происходит массовое (70—90%) заражение популяции, является более продолжительным (3—5 лет) при заражении, распространяющемся из очага заражения, и менее продолжительным (2—3 года) при заражении, возникающем путем иррадиации из первичного или вторичного очага расселения, так как в последнем случае имеет место непрерывное поступление зараженных особей. Численность популяции начинает падать как за счет умирающих и погибающих от заражения особей, так и за счет прохолостания зараженных самок.

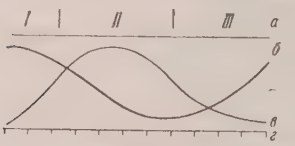



Рис. 8. Обобщающий график изменения численности и величины зараженности чесоткой популяции лисиц

*а* — фазы, *б* — численность, *в* — зараженность, *г* — годы

II фазу — фазу массового заражения — характеризует заражение чесоткой почти всей популяции, массовая смерть лисиц и в результате этого — значительное снижение численности, достигающее минимума в заключительной стадии II фазы. Продолжительность фазы массового заражения — от 2 до 4—5 лет.

III фаза — фаза затухания чесотки — характеризуется резким уменьшением числа зараженных особей и непрерывным повышением численности популяции, которое за 3—4 года приводит к восстановлению прежней величины. Восстановление численности популяции, по всей вероятности, происходит за счет размножения как местных здоровых особей, так и иммигрирующих из соседних областей (особенно из лесных районов).

Исчезновение чесотки с территории Эстонской ССР в период после первой мировой войны, очевидно, было обусловлено интенсивным промыслом лисиц (отстрел был разрешен в течение круглого года), в результате чего численность их настолько снизилась, что особи, зараженные чесоткой, не имели возможности заражать здоровых, и с гибелью зараженных особей ликвидировался и очаг расселения чесотки. Таким образом, для полного уничтожения очагов расселения чесотки следует считать необходимым довести численность зараженной популяции до минимума в течение ряда лет. Учитывая распространение чесотки в настоящее время и состояние нашего охотничьего спорта, следовало бы провести отстрел лисиц по всей территории Эстонской ССР и применять меры по ограничению их численности по меньшей мере на протяжении 3—5 лет.

## Выводы

1. Массовое распространение чесотки на территории Эстонской ССР началось в 1941—1942 гг. Очагов заражения имелось, по всей вероятности,

только два: в западной части Саарема и на западном краю материка. Источниками заражения послужили, вероятно, чесоточные лошади.

2. Иррадиация чесотки из очага расселения, с одной стороны, приводит к непрерывному расширению первичного очага расселения, а с другой — в результате дальних кочевок отдельных зараженных особей — к образованию вторичных очагов расселения чесотки.

3. Основой распространения заражения, по всей вероятности, служат нормальные передвижения лисиц внутри ареала.

4. В одном цикле заражения можно различить три фазы: 1) фаза заражения, продолжительность 2—3 года, быстрое повышение степени заражения, заметное снижение численности; 2) фаза массового заражения, продолжительность 2—5 лет, заражено 70—90% всей популяции, численность популяции снижается до минимума; 3) фаза затухания чесотки, продолжительность 3—4 года, резкое уменьшение числа зараженных особей, непрерывное повышение численности популяции.

5. На участках природных ландшафтов лисицы или совсем не подвержены чесотке, или же процент зараженных особей является минимальным, и заражение не превращается в массовое.

6. Принимая во внимание распространение чесотки до настоящего времени, можно опасаться ее проникновения в Ленинградскую и Псковскую области, а также в Латвийскую ССР уже в течение ближайших 2—3 лет, если это распространение не будет остановлено.

7. Для ликвидации чесотки численность лисиц на охваченной этим заболеванием территории, а также на соседних участках необходимо на протяжении ряда лет довести до минимума.

### Литература

Дубинин В. Б., 1954. Чесоточные клещи, их биология, вред в сельском хозяйстве, меры профилактики и борьбы с ними, Изд-во «Сов. наука», М.

Дубницкий А. А., 1952. Арахноэнтомозы пушных зверей, «Болезни пушных зверей» под ред. С. А. Любашенко, Сельхозгиз.

Герасимов Ю. А., 1949. Зудневая чесотка диких лисиц (дисс.), М. — 1950. Лисица, Заготиздат, М.—1953. Зудневая чесотка диких лисиц, Тр. ВНИО, вып. XIII.

Оленев Н. О., 1932. Чесоточные клещи, Изд-во АН СССР, Л.

Павловский Е. Н., 1948. Руководство по паразитологии человека, т. II, Изд-во АН СССР, М.—Л.

Чиркова А. Ф., 1941. Методика прогнозов изменений численности обыкновенной лисицы, Тр. Центр. лабор. биол. и охотн. пром. В/О Заготживсырье, вып. V, М.—1955. Кольцевание лисиц, Тр. ВНИО, вып. XIV.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXXV 1956 ВЫП. 7

# МАТЕРИАЛЫ К ЭКОЛОГИИ КАБАРГИ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОГО АЛТАЯ

**Ф. Д. ШАПОШНИКОВ**

**Главное управление по заповедникам и охотничьему хозяйству Министерства сельского хозяйства СССР**

## Введение

В настоящей статье мы приводим материалы по экологии кабарги, собранные нами в 1939—1941 гг. на территории Турочакского и Улаганского районов Алтайского края, преимущественно в бассейне Телецкого озера.

Кроме результатов визуальных наблюдений за жизнью этого животного, в работе использованы небольшие коллекционные сборы — 5 экз. кабарог, добытых нами в разные сезоны года, опыт содержания кабарог в условиях неволи, осуществленный охотоведом А. Г. Костиным, и другие материалы Главного управления по заповедникам.

Автор выражает глубокую благодарность лицам, принимавшим участие в определении материалов по питанию и паразитофауне кабарги, а также дававшим нам ценные советы: А. Н. Формозову, П. А. Мантейфелю, П. В. Сергеевой, М. А. Мартыненко, Г. Д. Дулькейту и В. Б. Дубинину.

## I. Распространение кабарог и их численность в типичных местах обитания

Кабарга является характерным животным горно-таежного фаунистического комплекса с довольно широким ареалом распространения, охватывающим Южную и Восточную Сибирь, Дальний Восток, Центральную и Юго-Восточную Азию. В пределах этого ареала кабарга образует семь географических рас (Цалкин, 1947). Распределение ее по территории неравномерно, в зависимости от целого ряда экологических причин (Флеров, 1935), среди которых решающее значение имеют климатические особенности, наличие кормовых растений, специфический характер рельефа, создающего защитные условия, а также степень воздействия человека.

В северо-восточном Алтае места обитания кабарог приурочены к горным склонам, преимущественно северной экспозиции, с многочисленными выходами скал. Склоны изрезаны глубокими ущельями и логами и покрыты обычно темнохвойными кедровыми, пихтовыми, реже — сосновыми лесами с богато развитым подлеском из кустарников. Условия освещения, повышенная влажность, относительно низкая температура этих мест способствуют обильному развитию на стволах и ветвях деревьев листостебельных и бородатых лишайников. В зимний период места обитания кабарог характеризуются невысоким снежным покровом, обычно не образующим наста, который препятствует передвижению кабарги.

В зависимости от наличия подходящих мест обитания кабарги распространены по территории отдельными популяциями, часто находящимися далеко друг от друга. Численность кабарог сильно колеблется в за-

висимости от интенсивности промысла и воздействия хищников. В условиях полной десятилетней заповеданности типичных мест обитания кабарог численность их в долине р. Боскона (бассейн Телецкого озера) достигла 73 голов на 10 км². В последующие годы размножившиеся в этом районе рыси и росомахи вызвали снижение численности кабарог до 10—20 голов на 10 км².

В смежных с заповедником районах, где промышленники регулярно добывали кабарог в петли, не учитывая необходимости сохранения основного стада для воспроизводства, плотность заселения кабаргами не превышала 5—10 голов на 10 км².

## II. Состав пищи кабарог и их кормовая база в местах обитания

По наблюдениям за кабаргами в природной обстановке и на основании анализов содержимого их желудков нам удалось отметить 49 видов поедаемых растений; из этого числа только девять по обилию поедей и массе в содержимом желудков являются основным кормом кабарог в течение всего года, и все они принадлежат к древесным лишайникам. Из сосудистых растений в период вегетации большее число поедей и бо́льшая доля в содержимом желудков принадлежат трем видам: чине Гмелина (Lathyrus gmelini), дубролистной (Spiraea chamaedrifolia) и трехлопастной спирее (S. trilobata).

При содержании кабарог в неволе охотоведом А. Г. Костиным (1940) было выявлено 46 видов растений, которые поедались кабаргами, хотя в типичных стациях кабарог эти растения встречались единично или совсем отсутствовали и не были найдены нами ни в поедях, ни в содержимом желудков. Это обстоятельство указывает, что ассортимент кормовых растений кабарог может быть искусственно расширен, что́ особенно важно при содержании этих животных в неволе.

В табл. 1 показан состав кормового рациона кабарог по видам растений: знаком «*» отмечены растения, которые поедались кабаргами в условиях неволи, но не были встречены ни в поедях, ни в содержимом желудков кабарог в природной обстановке.

В местах обитания кабарог запасы их основного корма — древесных лишайников — достигают 100—120 кг на 1 га (вес воздушно-сухого лишайника). На отдельных деревьях вес только бородатого лишайника (Usnea sibirica, U. florida, U. sulcata) превышает 3 кг. Большая часть этих запасов недоступна для кабарог, и они в основном используют древесные лишайники, упавшие на землю вместе со снежной кухтой.

По нашим наблюдениям, в год урожая кедровых семян в районе долины р. Боскона каждый десятый кедр носил следы посещения его медведями, в результате чего под кронами деревьев скопилось большое количество сломанных свежих и сухих веток, поросших лишайником.

В зимнее время маралы также обламывают ветви с нижней части кроны деревьев и поедают с них лишайник, но часть его остается на мелких веточках. Скопления обломленных веток с лишайником являются местами постоянных жировок кабарог.

Под влиянием деятельности в кронах деревьев белок, глухарей, рябчиков, кедровок и соек происходит опадение снежной кухты, а вместе с ней — мелких веточек с прядями лишайника. Наблюдая в декабре 1940 г. за передвижением по кронам деревьев белки, мы собрали за 1,5 часа 10 г лишайника, упавшего вместе с обломленными ею веточками и снежной кухтой. На опытных площадках, где предварительно был собран ранее упавший лишайник, за 3 суток под влиянием ветра и деятельности животных вновь скапливалось до 2 кг лишайника на 1 га. Сопоставляя плотность кабарог в этом районе, — 73 экз. на 10 км² — с количеством лишайника, падающего с крон деревьев за сутки на этой же площади, — приблизительно 600—700 кг — можно сказать, что в типичных стациях

Таблица 1

**Список растений, поедаемых кабаргой**

| № п/п | Название растений | Поедаемые части | Время года |
|---|---|---|---|
| | **Растения, имеющие основное значение** | | |
| 1 | Древесный лишайник (Peltigera sp.) . . . | Все | Весь год |
| 2 | (Parmelia sulcata Tayb.) . . . . . | „ | „ „ |
| 3 | То же (P. physoides Ach.) . | „ | „ „ |
| 4 | „ „ (P. vittata Röl.) . . | „ | „ „ |
| 5 | „ „ (P. polydactila) . . | „ | „ „ |
| 6 | „ „ (Cetraria sp.) . . . | „ | „ „ |
| 7 | „ „ (Usnea sibirica Rasan.) | „ | „ „ |
| 8 | „ „ (U. florida Mot. . . | „ | „ „ |
| 9 | „ „ (U. sulcata Vain.) . | „ | „ „ |
| 10 | Спирея трехлопастная (Spiraea trilodata L.) | Побеги, листья | Весна, лето, осень |
| 11 | „ дуброволистная (S. chamaedrifolia L.) | „ „ | „ „ „ |
| 12 | Кислица (Ribes hispidulum Pajärk.) * . . | Листья | Лето |
| 13 | Малина (Rubus idaeus L.) * . . . . . | „ | „ |
| 14 | Бузина (Sambucus racemosa L.) * . . . | „ | Лето, осень |
| 15 | Ива (Salix acutifolia Willd.) * . . . . . | Цветы | Весна |
| 16 | Дудник лесной (Angelica silvestris L.) * . | Листья | Лето |
| 17 | Чина Гмелина (Lathyrus gmelini Fritsch.) | Стебли, листья | Весна, лето |
| 18 | Купырь лесной (Anthriscus silvestris Hoffm.) * . . . . . | „ „ | Лето |
| 19 | Володушка золотистая (Bupleurum aureum Fisch.) * . . . . . | Листья | „ |
| 20 | Какалия копьеносная (Cacalia hastata L.) * | „ | Лето, осень |
| 21 | Хохлатка (Corydalis bracteata Pers.) * . . | Цветы, стебли, листья | Весна |
| 22 | Кипрей узколистный (Epilobium angustifolium L.) * . . . . . | Цветы, листья | Лето |
| 23 | Кандык (Erythronium sibirica Kryl.) * . . | Цветы, стебли, листья | Весна, лето |
| 24 | Лабазник (Fillpendula ulmaria L.) * . . | Листья | Лето, осень |
| 25 | Герань луговая (Geranium pratense L.) * . | „ | „ „ |
| 26 | Хмель (Humulus lupulus L.) * . . . . . | „ | „ „ |
| 27 | Зверобой пушистый (Hypericum hirsutum L.) * . . . . . | „ | Лето |
| 28 | Саранка (Lilium martagon L.) * . . . . | Побеги | Весна, лето |
| 29 | Реброплодник (Pleurospermum uralense Hoffm.) * . . . . . | Листья | Лето |
| 30 | Медуница (Primula officinalis L.) * . . | Цветы, листья | Весна, лето, осень |
| 31 | Василистник (Thalictrum minus L.) * . . | Листья | Лето |
| 32 | Купальница (Trollius asiaticus L.) * . . . | Побеги, листья | Весна, лето, осень |
| | **Растения, имеющие второстепенное значение** | | |
| 33 | Грибы (главным образом Armillaria mellea Quel.) . . . . . | Все | Осень, зима |
| 34 | Мниум (Mnium cuspidatum) . . . . . | „ | „ „ |
| 35 | Многоножка (Polypodium aculeatum Roth.) | Сухие листья, корни | „ „ |
| 36 | Щитовник (Nephrodium phegopteris Prantl.) | То же | „ „ |
| 37 | Осина (Populus tremula L.) . . . . . | Побеги, листья | Лето, зима |
| 38 | Ольха (Alnus fruticosa Rupr.) . . . . . | Листья | Лето |
| 39 | Рябина (Sorbus aucuparia Kryl.) . . . . | Побеги, листья | Весь год |
| 40 | Береза бородавчатая (Betula verrucosa Ehrh.) * . . . . . | Листья | Лето |
| 41 | Черемуха (Prunus padus L.) * . . . . . | „ | Весна, лето |
| 42 | Спирея мелкозубчатая (Spiraea crenata L.) | Побеги, листья | Лето |
| 43 | Жимолость (Lonicera coerulea L.) . . . | Листья | „ |
| 44 | Ива пепельная (Salix cinerea L.) . . . . | Побеги, листья | Весна, лето, осень |
| 45 | „ козья (S. caprea L.) . . . . . | „ „ | „ „ „ |
| 46 | Акация желтая (Caragana arborescens Lam.) * . . . . . | Цветы | Лето |
| 47 | Смородина черная (Ribes nigrum L.) * . | Листья | „ |

| № п/п | Название растений | Поедаемые части | Время года |
|---|---|---|---|
| 48 | Калина обыкновенная (Viburnum opulus L.) * | Листья | Осень |
| 49 | Вейник (Calamagrostis obtusata Frin.) | Стебли, листья, | Весна, лето, осень |
| 50 | „ (C. varia Host.). . . . . | „ „ | „ „ |
| 51 | „ (C. langsdorfii Trin.) | „ „ | „ „ |
| 52 | Овсяница (Festuca ovina?) | „ „ | „ „ |
| 53 | Осока-загат (Carex macroura Meinch.) | „ „ | Весь год |
| 54 | Осока струннокоренная (C. chordorrhiza Ehrh.) | „ „ | „ „ |
| 55 | Кукольник (Veratrum lobelianum Berhn.) | Листья | Осень, зима |
| 56 | Живкость (Delphinium elatum L.) | Листья, стебли | „ „ |
| 57 | Борец (Aconitum excelzum Rechb.) | „ „ | „ „ |
| 58 | Бадан (Bergenia grassifolia Fritsch.) | Листья | Весь год |
| 59 | Герань белоцветная (Geranium albiflorum Ledb.) | „ | Лето |
| 60 | Борщевик (Heracleum dissectum Ledb.) | Стебли, листья | Весь год |
| 61 | Горькуша (Saussurea latifolia Ledb.) | Листья | Лето |
| 62 | Осот (Cirsium heterophyllum All.) | Листья, стебли | Лето, зима |
| 63 | Скерда (Crepis sibirica L.) | „ „ | „ „ |
| 64 | „ лировидная (C. lirata Frol.) | „ „ | „ „ |
| 65 | Хмель дикий (Atragene sibirica L.) | „ „ | „ „ |
| 66 | Незабудка (Myosotis silvatica Hoffm.) | „ „ | „ „ |
| 67 | Манжетка обыкновенная (Alchimilla vulgaris L.) * | Листья | Лето |
| 68 | Репейник (Agrimonia eupatoria L.) * | „ | „ |
| 69 | Чернобыльник (Artemisia vulgaris L.) * | „ | „ |
| 70 | Черноголовка (Brunella vulgaris L.) * | „ | „ |
| 71 | Поповник (Chrysanthemum leucanthemum L.) * | Листья, цветы | „ „ |
| 72 | Венерин башмачок (Cypripedium macranthum Swartz.) * | „ | „ |
| 73 | Молочай Гмелина (Euphorbia gmelini Stegt.) * | Листья, побеги | Весна, лето |
| 74 | Ирис сибирский (Iris sibirica L.) * | Листья | Лето |
| 75 | Крапива глухая (Lamium album L.) * | „ | „ |
| 76 | „ жгучая (Urtica urens L.) * | Побеги | Весна |
| 77 | Душица (Origonum vulgare L.) * | Листья, цветы | Лето |
| 78 | Синюха (Polemonium coeruleum L.) * | Листья, стебли, Цветы | Весна, лето |
| 79 | Купена лекарственная (Polygonatum officinale All.) * | Листья | Лето |
| 80 | Кровохлебка лекарственная (Sanquisorba officinalis L.) * | Листья, цветы | „ |
| 81 | Розга золотая (Solidago virga aurea L.) * | Листья | „ |
| 82 | Крестовник лесной (Senecio nemorensis L.) * | „ | „ |
| 83 | Одуванчик обыкновенный (Taraxacum vulgare Schrank) * | Цветы | „ |
| 84 | Клевер (Trifolium sp.) * | Листья, цветы | „ |
| 85 | Мать-мачеха (Tussilago Farfara L.) * | Листья | „ |
| 86 | Вероника (Veronica chamaedris L.) * | Листья, цветы | |
| | **Растения, значение которых в питании кабарог не выяснено, встречающиеся в небольшом количестве в поедях и содержимом желудков** | | |
| 87 | Пихта (Abies sibirica Ledb.) | Хвоя | Осень, зима |
| 88 | Кедр сибирский (Pinus sibirica Mayr.) | „ | „ „ |
| 89 | Маральник (Rododendron dauricum L.) | Почки, листья | „ „ |
| 90 | Черника (Vaccinium myrtillus L.) | Стебли, корни, листья | Весь год |
| 91 | Камнеломка (Saxifraga punctata L.) | Листья | Лето |
| 92 | Звездчатка (Stellaria bungeana Feuzl.) | Корни | Весь год |
| 93 | Ясколка (Cerastium ledeboureanum Ser.) | Листья, корни | „ „ |
| 94 | Подмаренник (Galium rubiodes L.) | „ „ | Лето, осень |
| 95 | „ (G. vernum Scop.) | „ „ | „ „ |

кабарги зимой не испытывают недостатка в основном корме, хотя бо́льшая часть его непосредственно (без участия других животных или ветра) им недоступна (Шапошников, 1950).

В годы урожая грибов кабарги используют в зимнее время грибные запасы белок, заготовленные последними в развилках веток кустарников.

Для определения сезонности в использовании кабаргой лишайниковых и хлорофиллоносных растений мы применили метод спиртовых вытяжек из экскрементов кабарги, собранных в различное время года. Вытяжки из экскрементов, собранных с июня по август, имеют интенсивно зеленое окрашивание; с конца августа к зеленой окраске примешиваются бурые тона, переходящие в конце сентября в чистобурую окраску. Бурый цвет к зимнему времени переходит в светложелтый, и эта окраска сохраняется в течение всего холодного времени года. Отсюда следует, что с сентября по май кабарги питаются преимущественно лишайниковым кормом, с мая по сентябрь в их пище содержится большое количество зеленых растений. В позднеосеннее и зимнее время при троплении кабарог часто встречаются участки раскопанного снега. При обследовании копок попадаются поеди корней черники, звездчатки, ясколки и подмаренника. Пищевое значение этих растений для кабарог нами пока не выяснено.

В долине р. Боскона в начале июня нам удалось найти естественные солонцы, посещаемые кабаргами. Солонцовый субстрат состоял из мелкозернистой иловидной массы, с небольшим включением гальки, тут же были найдены экскременты кабарог, содержащие солонцовую землю. Роль подобного рода солонцов в физиологии питания диких копытных животных рассматривается нами в специальной статье (Шапошников, 1953).

## III. Размножение

В зависимости от географического распространения кабарог сроки размножения у них различны.

По А. А. Черкасову (1867), в Восточной Сибири течка и гон у кабарог наступают с 6 декабря и продолжаются в течение месяца, отдел начинается с 9 мая. Сходные сроки размножения кабарог приводят Н. В. Туркин и К. А. Сатунин (1900) и Г. Г. Доппельмайр (1926). К. К. Флеров (1935), на основании обобщенного литературного материала, указывает сроки гона и течки кабарог с первой половины декабря до первой половины января и отела — со второй половины апреля до середины июня. По наблюдениям Ю. А. Салмина (1940) над уссурийской кабаргой, гон и течка у нее проходят раньше — с 1-х чисел ноября до 1-х чисел декабря, а отел — с конца апреля до конца мая, при продолжительности беременности в 185—195 дней. Период лактации у уссурийской кабарги продолжается в течение 100—110 дней — с мая по конец августа.

В северо-восточном Алтае, по нашим наблюдениям, гон и течка у кабарог начинаются с последних чисел ноября. Перед наступлением гона взрослые кабарги соединяются в небольшие группы по три-семь голов, сохраняющиеся до начала января, когда заканчивается гон. Из трех наблюдавшихся нами групп в составе первой были две самки и один самец, во второй — три самки и два самца и в третьей — четыре самки и три самца. Молодые кабарги этого года рождения и прошлогодние держались попрежнему поодиночке в тех же местах, где встречались летом.

Первые признаки полового возбуждения у кабарог стали наблюдаться с 4 ноября, в период формирования групп, когда отмечались следы погони самцов друг за другом. С 24 ноября стали встречаться следы самцов, идущих по следу самок, и порои снега в тех местах, где мочились самки. В последних числах ноября все чаще и чаще попадались следы погони самцов за самками и вытоптанные в снегу небольшие площадки, свидетельствующие о происходившем коитусе и драках между самцами. К началу января группы кабарог распались, и животные стали встречаться опять поодиночке.

Отел кабарог, в соответствии с более поздним сроком гона, происходит на Алтае в июне — начале июля. Отловленная в феврале кабарга отелилась в вольере 12 июня (Костин, 1940). По устному сообщению Н. И. Калабухова, одна из кабарог, привезенных в Московский зоопарк в 1940 г. с Алтая, отелилась в зоопарке 29 июня, другая, погибшая от заболевания, при вскрытии ее 8 июля оказалась беременной. Обе эти самки были покрыты самцами в условиях содержания их в неволе на Алтае.

В природных условиях нам не случалось находить только что родившихся кабарог, не встречали их и опрошенные нами промышленники и местные жители. Следы молодых кабарог стали встречаться нам только с начала августа. Видимо, до этого времени молодые кабарги не отходят далеко от своих лёжек. Период лактации самок кабарог на Алтае длится по крайней мере до начала сентября, о чем свидетельствует обнаруженный 5 сентября у молодой кабарги в двенадцатиперстной кишке творожистый сгусток молока.

Молодые кабарги растут быстро. По данным А. Г. Костина (1940), новорожденная кабарга весит 292 г. Молодая кабарга в возрасте около 2 месяцев, добытая нами 5 сентября, весила 5,3 кг, а в ноябре вес молодых кабарог достигал уже 7,2 кг, т. е. $^2/_3$ веса взрослых животных.

По сравнению с кабаргами Уссурийского края, размножение у кабарог Алтая, при той же продолжительности гона, беременности, отела и лактационного периода, происходит примерно на месяц позднее.

Число молодых в приплоде у алтайских кабарог — два, реже один.

## IV. Размеры и вес тела кабарог

Кабарга, распространенная на Алтае, по общей длине тела, высоте в холке и крестце немного превышает дальневосточную форму, распространенную в Сихотэ-Алине, но уступает ей по весу (табл. 2).

Таблица 2

**Размеры (в см) и вес тела (в кг) кабарог с Алтая и Сихотэ-Алиня***

| Промеры | Сихотэ-Алинь | | | Алтай | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | *n* | Пределы | Среднее | *n* | Пределы | Среднее |
| Общая длина тела | 10 | 76—95 | 86,4 | 4 | 83—98 | 88,8 |
| Высота в холке | 8 | 56—65 | 59,8 | 4 | 57,5—67 | 60,1 |
| „ „ крестце | 8 | 67—79 | 72,5 | 4 | 69—80 | 72,5 |
| Длина уха | 9 | 8—11 | 9,72 | 4 | 8,5—10,5 | 9,6 |
| „ хвоста | 5 | 4—5 | 4,6 | 4 | 3,6—6 | 4,4 |
| „ задних ног до скакательного сустава | 4 | 31—32 | 31,8 | 2 | 31—32 | 31,5 |
| Обхват груди | 9 | 42—57 | 50,8 | 2 | 42,5—46,8 | 44,7 |
| „ перед задними ногами | 8 | 44—58 | 49,9 | 2 | 47,5—48 | 47,8 |
| Вес самок | | 15—17 | | 4 | 10—13 | 11,2 |

* Размеры и вес кабарог из Сихотэ-Алиня указаны по Ю. А. Салмину (1940), кабарог из Алтая — по нашим данным и промерам В. И. Цалкина (1947). Все животные — взрослые; «*n*» — число особей.

Из табл. 2 следует, что кабарги из Сихотэ-Алиня, по сравнению с кабаргами из Алтая, обладают более массивным туловищем. Следует отметить, что, по указанию В. И. Цалкина, алтайские кабарги, находившиеся в зоопарке, были в истощенном состоянии: их вес был от 10 до 13 кг. Вполне взрослые животные, добытые нами на Алтае: самец — 25 июня 1940 г. и самка — 13 сентября 1940 г.— весили 10 и 11,8 кг.

## V. Особенности волосяного покрова и его линьки у кабарог

Волосяной покров кабарог очень густой и плотный. На 1 см² поверхности кожи спины и крупа приходится до 600 волос, с длиной ости до 7 см и толщиной 0,3—0,5 мм. Волосы на спине ломкие и легко разрываются при натяжении. На голове и ногах волосы прямые, короткие, прочные, по бокам живота и на груди — тонкие, длиной до 8 см. Свойства волосяного покрова кабарог таковы, что зимой на лежках снег под кабаргой не тает, а только уплотняется под тяжестью тела.

По наблюдениям Ю. А. Салмина (1940), линька кабарог в Сихотэ-Алине начинается в марте и оканчивается в конце октября. Вначале линяют волосы на голове и ногах, затем на боках, плечах и холке, позднее линяет волос на спине.

На Алтае нам не удалось отметить начала линьки кабарог. У добытого 24 июня самца линька была в разгаре. Волос слинял на голове, причем нижняя челюсть, скулы и участки кожи за ушами были совершенно лишены волос. На боках живота — от передних до задних ног — зимний волос тоже вылинял и появился редкий волосяной покров, через который просвечивала кожа (рис. 1). У добытой 12 октября самки летняя, короткая шерсть покрывала голову, ноги и бока тела, но на спине, крупе и на шее оставались старые зимние волосы, среди гущи которых виднелись участки более темных подрастающих волос. Подобное состояние волосяного покрова наблюдалось у всех встреченных в это время кабарог. Полная смена волоса отмечалась у кабарог в конце октября — начале ноября. В дальнейшем происходит лишь подрастание волос, которое заканчивается в декабре.

Рис. 1. Схема состояния волосяного покрова у линяющего самца кабарги 24 июня. (Рисунки выполнены автором.)

Судя по наблюдениям в природе и осмотру добытых экземпляров, волосяной покров у кабарог в области спины и крупа линяет иначе, чем на других частях тела, и в этих местах в течение всего года сохраняется толстая волосяная «подушка».

У молодых кабарог одновременного выпадения волос, связанного с оголением участков кожи на теле, не наблюдается. Смена волосяного покрова с летнего на зимний происходит постепенно, путем подрастания волос. Добытая 6 ноября молодая самка, приплода этого года, по состоянию волосяного покрова отличалась от взрослых животных только более интенсивной окраской и ярче выраженной пятнистостью.

## VI. Хищники, паразиты и конкуренты кабарог по питанию

В местах обитания кабарог на Алтае из хищников, опасных для нее, следует отметить росомаху, рысь, медведя, лисицу, волка, соболя, филина и беркута. Из этих хищников наибольший вред приносят рысь и росомаха, которые охотятся за кабаргами в течение всего года.

Рысь подкарауливает кабарог из засады на тропах и скрадывает на лежках. Нам встречались следы рысей, которые охотились за кабаргой вдвоем, причем одна шла выше по склону и сзади, вторая ниже и впереди. Вспугнутые животные оказывались между двумя хищниками. Нам приходилось дважды находить остатки кабарог, задранных рысями, в сентябре. Из восьми экскрементов рысей, собранных в мае-июне, в четырех были остатки взрослых кабарог, а в пятом — шерсть новорожденной кабарги.

Другой опасный хищник — росомаха чаще охотится за кабаргами, догоняя их по глубокому снегу. Следы росомах встречались нам на кабарожьих тропах и вблизи лежек кабарог. Гибель кабарги от росомахи была отмечена в ноябре наблюдателями заповедника; в этом случае росомаха догнала кабаргу. В декабре сотрудник заповедника нашел остатки кабарги, загрызенной росомахой. Как сообщил наблюдатель водпоста на Телецком озере Н. П. Смирнов, он видел погоню двух росомах за кабаргой в январе 1938 г.

При численности рысей $z=1{,}0$ (1 рысь на 10 км$^2$) и росомах $z=0{,}5$ (1 росомаха на 20 км$^2$) в 1940 г. в районе наших работ мы насчитывали 110 кабарог на площади около 15,0 км$^2$, занятой типичными угодьями ($z=73{,}0$). В 1946 г. в этом же районе, в связи со слабой борьбой с хищниками, плотность заселения кабаргой уменьшилась до $z=20-30$.

По данным Г. Д. Дулькейта (1953), для этого же района, при наблюдениях за рысями по следам в пяти случаях из 56 была обнаружена гибель кабарог (8,9%), при наблюдениях за росомахами была отмечена гибель кабарги в одном случае из 30 (3,3%).

В период отела кабарог вред молодняку приносит медведь. Из 180 экскрементов медведей, собранных с июня по октябрь, в двух была шерсть молодых кабарог. Видимо, медведь в поисках корма наталкивается на затаившихся молодых кабарог и поедает их. На Алтае известны случаи нападения медведей на домашний скот и крупных диких копытных в период отела, сопровождавшиеся гибелью молодняка.

Для остальных хищных млекопитающих кабарги являются случайной добычей. Из 560 данных по питанию соболя лишь в двух случаях была обнаружена шерсть кабарги. Из 100 данных по питанию колонка ни в одном случае остатки кабарог не были найдены.

О нападении на кабарог хищных птиц нам известно только по опросным данным. В ноябре наблюдатель водпоста на Телецком озере Н. П. Смирнов отметил нападение на кабаргу филина, а в январе наблюдатель заповедника спугнул беркута со свежезадранной им кабарги в долине р. Чулышмана.

С апреля до сентября кабарги страдают от нападения клещей. На добытых кабаргах мы насчитывали до 20 экз. присосавшихся самок Ixodes persulcatus и более 170 экз. клещей из семейства Trombidiidae. Остальные наружные паразиты: блохи Cerathophylla gallinae и власоеды Trichodectes — встречались в небольшом количестве. Из внутренних паразитов у взрослых кабарог в мышечной ткани в большом числе были встречены саркоспоридии Sarcosporidia sp. — до 5 экз. на 1 см$^2$. В печени самца кабарги было обнаружено 11 цист Cystocercus taenuicollis и у взрослой самки — личинка диктикаулона (Dyctyocaulon sp., larva) (определение паразитов произведено В. Б. Дубининым).

У кабарог на Сихотэ-Алине Ю. А. Салминым (1940) обнаружены из эктопаразитов клещи (Ixodes persulcatus, Dermacentor silvarum), кровососки (Lipoptena cervi, Lipoptena sp.) и личинки кожного овода (Pawlowskyonia insecspictata Grunin). Из эндопаразитов встречены: у 70% вскрытых животных в брыжейке и печени тонкошейный цистицерк (Cysticercus taenuicollis), в тонких кишках молодых кабарог в возрасте 2—3 месяцев — цестоды Thysaniezia ovilla и в брюшной полости у всех вскрытых кабарог старше 1 года — сетарии (Setaria Schulzi).

Интересно отметить, что среди паразитов кабарог Алтая и Сихотэ-Алиня не было найдено ни одной формы, специфичной только для кабарог.

Мы уже отмечали сложность и многообразие пищевых связей кабарги с другими животными таежного комплекса. Кабарга на Алтае, так же как и в Сихотэ-Алине, не имеет явно выраженных конкурентов. Основной потребитель наземных и древесных лишайников — северный олень в типичных стациях кабарог бывает лишь во время сезонных миграций.

## VII. Строение и функция мускусных желез кабарог

Брюшная мускусная железа имеется только у самцов кабарог. Она помещается снизу живота, непосредственно над пенисом, и окружена общим с ним кожно-мышечным мешком. Полость железы заполнена густой массой бурого цвета, с резким специфическим запахом и имеет выводное отверстие над выходом пениса. Отверстие окружено снаружи прямыми щетинообразными волосами, образующими пучок; часть волос расположена на внутренней поверхности выводного отверстия. Полость железы выстлана тонким однослойным эпителием, образующим подобие пленки, легко отделяющейся внутрь полости. В соединительнотканной оболочке железы заметны пронизывающие ее пучки мышечных волокон, образующих вокруг выводного отверстия мышечный сфинктер (рис. 2). Основная масса мускуса, извлеченного из полости железы, состоит из форменных элементов в виде кусочков однослойной эпителиальной ткани размером от 1 см² до отдельных эпителиальных клеток и продуктов их распада. Помимо форменных элементов, между ними под микроскопом заметно скопление аморфного вещества в виде просвечивающих коричневатых бесформенных глыбок.

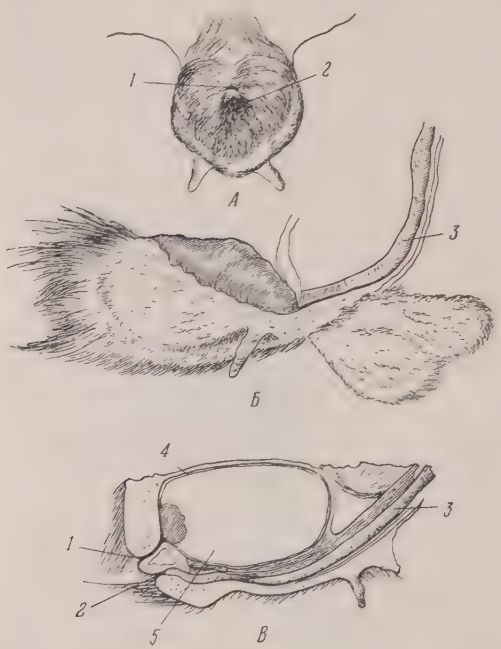



Рис. 2. Мускусная железа кабарги

*А* — внешний вид спереди, *Б* — то же сбоку, *В* — схема сагиттального разреза железы; *1* — отверстие железы, *2* — выход пениса, *3* — пенис, *4* — внутренняя эпителиальная оболочка, *5* — полость мускусной железы

Выход ароматического вещества достигает только около 3% веса всей массы мускуса. По нашим наблюдениям, извлеченная из полости железы масса мускуса не подвергается гниению и в высушенном состоянии может сохраняться несколько лет.

Большой научно-практический интерес представляет биологическая роль мускуса в жизни кабарог. По наблюдениям в природе, степень наполнения мускусной железы, видимо, мало изменяется по сезонам года. У самца кабарги, добытого нами 24 июня, наблюдалось еще при жизни выделение мускуса из отверстия железы; вес мешочка с мускусом был равен 40 г. Прижизненное выделение мускуса у кабарги наблюдал 15 июля А. Г. Костин (1940) во время своих опытов по одомашниванию кабарог. В этот период у кабарог половые железы находятся в покое, сперматогенеза не обнаруживается. Вес мешочка с мускусом у кабарог, добытых во время гона, в декабре, примерно тот же, что и летом.

В то же время топографическое расположение и общность оболочек мускусной железы и полового аппарата самца с несомненностью указывают на функциональную связь мускусной железы с актом оплодотворения. В декабре, в период гона кабарог, мы отмечали, что снег, смоченный мочой некоторых самок, имеет легкий запах мускуса. Это может быть только в том случае, если самец во время коитуса оставит выделения мускуса на внешних половых органах самки.

В природной обстановке нам не удалось наблюдать, привлекает ли запах мускуса (от уже покрытой самки) самца, или заставляет его искать другую самку, но в том и другом случае возможность отличать по запаху покрытую самку от непокрытой влечет за собой увеличение числа оплодотворенных самок.

Кроме брюшной железы, у самцов кабарог пахучий экскрет выделяется многочисленными сальными железками, находящимися на хвосте, который представляет собой короткий мясистый пальцеобразный вырост, лишенный волос. Выделения сальных железок на хвосте обильно смазывают густые волосы, окружающие анальное отверстие. В процессе дефекации экскременты самца, проходя через густую щетку волос, окружающих анальное отверстие, приобретают типичный «козлиный» запах, по которому легко можно отличить принадлежность экскрементов самцу или самке.

### Литература


Доппельмайр Г. Г., 1926. Соболиный промысел на северо-восточном берегу Байкала, изд. Гос. план. комиссии Бурят-Монгольской АССР.

Дулькейт Г. Д., 1953. Значение рыси и росомахи как хищников в природном комплексе Алтайской тайги, Сб. «Преобразование фауны позвоночных нашей страны», М.

Туркин Н. В. и Сатунин К. А., 1900. Звери России, т. 1.

Флеров К. К., 1935. Копытные арктических стран, Сб. «Звери Арктики», Л.

Цалкин В. И., 1947. Систематика кабарги, Олени СССР, М.

Черкасов А. А., 1867. Записки охотника Восточной Сибири.

Шапошников Ф. Д., 1950. О связях между кедром и животными в горной тайге Алтая, Н.-метод. зап. Гл. упр. по заповедникам, М. — 1953. О «солонцевании» диких копытных животных в горно-таежном Алтае, Бюлл. МОИП, т. LVIII (1).

Beauregard, 1901. Matiére medical zoologique, Paris.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXXV 1956 ВЫП. 7

## *КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ*

# О ПОВЕДЕНИИ НЕКОТОРЫХ ЖИВОТНЫХ ВО ВРЕМЯ СОЛНЕЧНОГО ЗАТМЕНИЯ (30 ИЮНЯ 1954 г.)

**Г. В. МОДИН**

**Байбаковый заповедник «Стрелецкая степь» АН УССР**

Наблюдения над поведением животных во время солнечного затмения 30 июня 1954 г. проводились в естественных условиях на территории Байбакового заповедника «Стрелецкая степь» АН УССР в Меловском районе Ворошиловградской области. Сотрудники заповедника заблаговременно были соответствующим образом проинструктированы и занимали определенные места для наблюдений.

Затмение началось в период между 15 ч. 08 м. и 15 ч. 15 м; наибольшая фаза была отмечена между 16 ч. 04 м. и 16 ч. 16 м. и окончание затмения — между 17 ч. 20 м. и 17 ч .26 м. Величина наибольшей фазы затмения составила 92—95%.

Во время солнечного затмения температура воздуха менялась (см. таблицу).

До начала затмения довольно сильный ветер дул с юго-востока, а во время затмения сила ветра значительно уменьшилась и появились небольшие и редкие облака, не закрывавшие солнца. Вначале темнота наступала постепенно, а когда половина солнечного диска оказалась закрытой, то начало заметно сереть. С наступлением наибольшей фазы затмения стало темно, как бывает при образовании большой грозовой тучи.

| Время (московское) | Т-ра (в °С) в метеорологической будке |
|---|---|
| 15 ч. 08 м. | 34,5 |
| 15 ч. 45 м. | 33,5 |
| 16 ч. 00 м. | 33,5 |
| 16 ч. 15 м. | 32,0 |
| 16 ч. 30 м. | 31,5 |
| 16 ч. 45 м. | 32,0 |
| 17 ч. 00 м. | 32,5 |

В самом начале затмения не было заметно изменения в поведении птиц и млекопитающих. Когда стали наступать сумерки, байбаки (Marmota bobak) вылезли из своих нор (жаркую часть дня эти животные проводят в норах) и начали пастись, а когда сумерки сгустились, байбаки ушли с пастбищ (находились возле своих нор). С рассеиванием сумерек байбаки вновь стали пастись — до тех пор, пока затмение не окончилось. С наступлением жары старые особи ушли в норы, а молодые байбаки, текущего года рождения, частично остались на поверхности.

Суслики (Citellus suslica), как и байбаки, вышли из своих нор наружу и тоже паслись, но с наступлением значительного потемнения скрылись в норах.

До затмения пения полевых жаворонков (Alauda arvensis) не было слышно, но с началом заметного потемнения с разных сторон раздались песни этих птичек. Пение их длилось весь период затмения, затем оно прекратилось.

Скворцы с наступлением темноты явно были обеспокоены и летали стайками в разных направлениях.

На хуторе недалеко от заповедника с началом затмения раздалось дружное пение петухов.

Грачи и чибисы не реагировали на наступление темноты и продолжали ловить в степи кузнечиков.

---

## ИНТЕНСИВНОСТЬ РАЗМНОЖЕНИЯ ПТИЦ В СВЯЗИ С РАЗМНОЖЕНИЕМ ГРЫЗУНОВ

М. А. БУБНОВ

Наблюдения над гнездованием ушастой совы (Asio otus otus L.) весной 1953 г. проводились в Красносельском районе Костромской области в небольшом смешанном заболоченном лесу «Зоринка».

В течение весны и лета 1951 г. здесь не было встречено ни одного экземпляра ушастой совы; не были замечены совы и в 1952 г. Лето и осень 1952 г. были сырыми, дождливыми. Ввиду сильного увлажнения полей часть зерновых культур не была сжата, а на полях, расположенных в низинах, остались неувезенными скирды хлебов. На больших площадях не была проведена зяблевая вспашка. Это способствовало заметному увеличению численности мышевидных грызунов, и уже осенью 1952 г., в октябре, можно было наблюдать парящих над полями малых сарычей в необычном для этого времени количестве. Перезимовавшие грызуны весной 1953 г. начали интенсивно размножаться.

Первые ушастые совы в этом году наблюдались 5 апреля. В начале мая на небольшой площади — 1,5—2 км$^2$ — обнаружены четыре их гнезда. Первое гнездо, найденное 3 мая, было построено в ветвях густой ели на высоте 3 м от земли; кладка состояла из семи яиц, некоторые были сильно насижены. На расстоянии 200 м от первого гнезда 9 мая на небольшой сосне, на высоте 4 м, обнаружено второе гнездо с восемью яйцами. Степень насиженности не определена. В гнезде сидела самка, на расстоянии 15 м от гнезда находился самец. В этот же день обнаружено третье гнездо — на расстоянии 100 м от второго. В гнезде найдены два птенца в полном пуху, один птенец слабо развитый — очевидно, только что вылупившийся, два наклюнувшихся и три целых яйца. В гнезде лежала мертвая мышь. 10 мая найдено четвертое гнездо — в 300 м от третьего. В гнезде — один птенец в полном пуху, два птенца, слабо развитые, два наклюнувшихся и три целых яйца и одна мертвая мышь. В желудке самца, добытого 10 мая, обнаружена шерсть и четыре целых черепа мышевидных грызунов.

На этой же площади замечены два гнезда пустельги и одно гнездо малого сарыча. В гнезде сарыча было одно яйцо и мертвая мышь. Остальная часть лесного участка обследована не была.

Из приведенного небольшого материала мы видим, что обильное размножение грызунов привлекает питающихся ими хищников. В «неурожайные» для грызунов годы ушастые совы почти или совсем не встречаются. При обилии же грызунов они очень густо заселяют подходящие для гнездования места и дают полные кладки из семи-восьми яиц.

---

# О РАСШИРЕНИИ АРЕАЛА ЧЕРНОГОЛОВОЙ ОВСЯНКИ

**Н. А. РАШКЕВИЧ**

**Кафедра ботаники и зоологии Нукусского педагогического института**

Формозов (1951) отмечает, что черноголовая овсянка (Emberiza melanocephala Scop.) расселяется сейчас из Предкавказья в Сталинградскую и Ростовскую области. Восточную границу распространения этой птицы на Украине И. Б. Волчанецкий (1950) устанавливает по линии Аскания-Нова — Партизаны — Волноваха (Велико-Анадоль) — Провальская степь — Стрелецкая степь (ст. Чертково). Этот автор отмечает появление черноголовой овсянки не только на востоке Украины, но и в насаждениях около Джаныбека и Эльтона, хотя раньше (1925—1933 гг.) эта птица здесь отсутствовала. Судя по литературным данным, восточной границей распространения черноголовой овсянки в Ростовской области являются лесополосы колхоза «Путь Сталина», Орловского района, вблизи ст. Куберле (Гладков, 1952). Кроме работы Гладкова, единственное указание на нахождение черноголовой овсянки на территории Ростовской области имеется у С. Н. Алфераки (1910), который отмечает эту птицу в 35 км на запад от Ростова-на-Дону.

Наши наблюдения не подтверждают данных С. Н. Алфераки о наличии черноголовой овсянки в этом районе, а А. В. Лерхе (1940) вообще не включает этот вид в состав орнитофауны Ростовской области. Однако, как показал проведенный нами видовой учет птиц колхозных лесополос в восточной части Ростовской области, сейчас здесь происходит расселение черноголовой овсянки с востока на запад.

Черноголовая овсянка является массовой птицей полезащитных лесонасаждений Сальского и Целинского районов. Отдельные экземпляры встречаются уже в посадках Егорлыкского района (т. е. на 120 км западнее района, где отмечал эту птицу Н. А. Гладков). Необходимо отметить, что раньше (10—15 лет назад) в посадках этих районов черноголовых овсянок не было. Следовательно, мы можем констатировать быстрое расселение этого вида на запад Ростовской области. Таким образом, некоторые птицы используют возникшие в степи лесонасаждения для увеличения своего ареала.

Черноголовая овсянка строит гнезда преимущественно в траве на опушках лесополос. Однако гнезда могут располагаться и среди кустарника (желтая акация) и на деревьях (лох, белая акация).

Весной черноголовая овсянка появляется в лесополосах восточной части Ростовской области в первой декаде мая. Из года в год, в течение 5 лет наблюдений, мы отмечали, что первую песню эта птица начинает в одно и то же время — 13—14 мая. В 1-х числах июня начинается период гнездостроения, а в середине июня встречаются гнезда с полной кладкой (пять яиц). С середины августа птицы улетают на зимовку.

Черноголовая овсянка придерживается лесополос и далеко в поле обычно не летает. Подсчитывая поющих самцов, мы отмечали наибольшее количество их (87%) в лесополосе на ветках деревьев и кустарников. 10% поющих самцов находилось на расстоянии до 40 м от лесополосы и 3% — в 50—140 м. В последних случаях птицы сидели на наиболее высоких растениях межполосного поля.

Данные анализа желудков, собранных с мая по август, показывают, что эти птицы являются в основном насекомоядными. Свой корм они находят на земле в лесополосе или на ее опушке. Однако можно отметить, что черноголовая овсянка разыскивает пищу и на ветвях кустарников и деревьев. В случае массового появления тли на цветах и листьях белой акации овсянки склевывают насекомых. Увеличение ареала и численности черноголовой овсянки является положительным фактором для системы полезащитных лесонасаждений, так как эта птица уничтожает

в лесных полосах и поблизости от них таких вредителей, как жуки из семейств листоедов, щелкунов, чернотелок, поедает много бабочек и гусениц, тлей, различных прямокрылых и т. п.

### Литература


Алфераки С. Н., 1910. Птицы восточного Приазовья, Орнитол. вестн., № 1—3.

Волчанецкий И. Б., 1950. К распространению жерлянки и черноголовой овсянки. Природа, № 8.

Глазков Н. А., 1952. О птичьем населении изолированных колхозных лесных полос. Сб. «Охрана природы», вып. 15.

Лерхе А. В., 1940. Птицы и звери Ростовской области. Сб. «Природа Ростовской области», Ростов-на-Дону.

Формозов А. Н., 1951. Роль фауны в степном лесонасаждении. «Проблемы физ. географии», т. XVI.


---

# ЗИМОВКИ ЛЕТУЧИХ МЫШЕЙ В ДОЛИНЕ РЕКИ ЗЕРАВШАНА


**О. П. БОГДАНОВ**

**Институт зоологии и паразитологии АН Узбекской ССР**


В литературе сведений о зимовках летучих мышей очень мало. До настоящего времени неизвестно, где проводит зиму ряд видов: остается ли зимовать в тех широтах, где живет летом, или откочевывает на юг. Особый интерес в этом отношении представляют пещеры Средней Азии, куда возможны перекочевки летучих мышей из северных районов. Однако все сведения, касающиеся зимовки здесь рукокрылых, исчерпываются работами Н. А. Бобринского (1925), Р. Н. Мекленбурцева (1935) и О. П. Богданова (1950, 1953); указанные авторы в окрестностях Ташкента нашли зимой пять видов из одиннадцати, встречающихся здесь летом.

В декабре 1953 г. мною были обследованы пещеры, расположенные в долине Зеравшана — от окрестностей Самарканда вверх до кишлака Миндона (в 33 км выше г. Пенджикента).

Большой подковонос (Rhinolophus ferrum-equinum). А. П. Кузякин (1950) и М. Н. Корелов (1950) считают, что этот вид улетает из Советского Союза в середине октября. О. П. Богданов (1950, 1953), обнаружил единичных зверьков у Ташкента в ноябре. В зимние месяцы одна особь этого вида была добыта С. М. Алексеевым (Бобринским, 1925) в декабре 1921 г. у Ташкента и другая — О. П. Богдановым (1953) 6 января 1951 г. в лёссовой пещере у р. Кара-Камыша.

В долине Зеравшана большой подковонос обнаружен 4 декабря 1953 г. в пещере у кишлака Миндона. В пещере было сухо; под куполом совершенно темно; температура была значительно выше, чем на поверхности земли. В наиболее отдаленной от входа части пещеры найден один оцепеневший подковонос (самка), а в другой ее части висели четыре больших подковоноса (три самки и самец) вместе. 3 декабря 1953 г. большой подковонос был найден на правом берегу Зеравшана, в 5—6 км выше г. Пенджикента. Летучие мыши (два самца и одна самка) зимовали в туннелях, вырытых в конгломератовом обрыве. Температура в туннеле мало отличалась от наружной и в тех местах, где добыты зверьки, была равна 5° (снаружи 0°).

Бухарский подковонос (Rhinolophus bocharicus). Был известен 1 экз. из Самарканда, добытый А. П. Федченко (Богданов, 1953) 31 января (по старому стилю). О зимовках этого вида в окрестностях Ташкента писали Н. А. Бобринский (1925), Р. Н. Мекленбурцев (1935), О. П. Богданов (1950, 1953).

В долине Зеравшана 2 экз. этого вида найдены 4 декабря 1953 г. в вышеописанной пещере у кишлака Миндона. Зверьки (самки) висели поодиночке в отдаленной от входа части пещеры. Большое скопление подковоносов обнаружено 7 декабря 1953 г. в нескольких километрах от Самарканда, в ходах, образовавшихся в результате добычи кварцевого песка, представляющих собой сложную сеть взаимно пересекающихся проходов высотой около 1,5 м и общим протяжением более 1 км. В сухом подземелье температура воздуха была значительно выше, чем на поверхности земли. В одном из проходов в 50 м от входа на высоте 1,5 м была найдена одиночно висевшая на потолке самка бухарского подковоноса. В другом проходе, отдаленном от входа на 70 м, на потолке на высоте 1,4 м висевшие, тесно прижавшись друг к другу, бухарские подковоносы образовали три группы. В одной группе было 215 зверьков (153 самца и 62 самки), в 3 м от них — 40 летучих мышей (27 самцов и 13 самок) и в 5 м от последних — 684 особи (пол был определен у 100 экз., среди которых оказалось 64 самца и 36 самок). На зимовке самцы резко преобладали над самками, чего не бывает в колониях летом.

Азиатская широкоушка (Barbastella darjelingensis). Этот редкий вид был известен на зимовке только из лёссовых пещер у р. Кара-Камыша возле Ташкента (Богданов, 1953).

2 декабря 1953 г. в предгорьях Туркестанского хребта между кишлаками Майкота и Амандора найдено 10 широкоушек. Зверьки (шесть самок и четыре самца) были обнаружены в узкой (наибольшая ширина — 1,5 м) расщелине, уходящей вглубь на 10—12 м. Температура воздуха внутри трещины весьма мало отличалась от наружной. Здесь, на всем протяжении расщелины, начиная от слабо освещенных частей, на каменных стенах на различной высоте вниз головой располагались одиночные широкоушки. Зверьки при прикосновении к ним начинали громко пищать, расправлять крылья, но летать сразу не могли.

3 декабря 1953 г. в описанных выше проходах, в конгломератовом обрыве у Пенджикента добыты две широкоушки (самец и самка). Одна из них находилась на выступе потолка в 1,5 м от пола и в 10 м от ближайшего начала сквозного прохода, другая — также на потолке, в проходе вышиною в 3 м и в 35 м от его начала.

4 декабря 1953 г. две широкоушки (самец и самка) были добыты в описанной выше пещере у кишлака Миндона.

7 декабря 1953 г. в окрестностях Самарканда в штольнях, идущих горизонтально в толщу холма, были добыты три широкоушки. Эти каменоломни имеют вид прямых и изогнутых ходов с широкими входами и проходами вышиной в 2—3 м, различной ширины и длины. Температура в них мало отличается от внешней. Один самец был пойман в 13 м от начала прохода, где было относительно светло, в вертикальной узкой (1,5 см) щели в потолке. В другой каменоломне, в 7 м от входа в такой же узкой щели, была найдена самка. В 4 м от начала одного хода, также в щели потолка, добыта еще одна самка.

Поздний кожан (Vespertilio serotinus turcomanus). Пока не было указаний на зимовку этого вида в Средней Азии. М. Н. Корелов (1950) даже считает его для Казахстана безусловно перелетным видом.

7 декабря 1953 г. один самец был добыт у Самарканда в штольне, где добывали монтмориллонитовые глины. Пещера имела в длину 18 м, в ширину 3 м, в высоту 2 м. В самом конце слабо освещенного хода в узкой (ширина — 1,5 см, глубина — 8 см) щели потолка находился зверек.

Белобрюхий стрелоух (Otonycteris hemprichii). Какие-либо сведения о зимовке этого очень редкого вида в литературе отсутствуют.

7 декабря 1953 г. у Самарканда в штольне, в конце 20-метрового хода шириною в 2,5 м и высотою в 2 м, в потолке, в щели глубиною в 10 см, шириною в 2 см добыт один самец. Другой самец стрелоуха был добыт

5 января 1954 г. студентами Узбекского государственного университета на окраине Самарканда, в пещере у фабрики Худжум.

### Литература


Бобринский Н. А., 1925. Материалы для фауны летучих мышей Туркестанского края (Западный Туркестан с Семиреченской и Закаспийской областями, Хива и Бухара), Бюлл. МОИП, отд. биол., Новая серия, т. XXXIV.

Богданов О. П., 1950. К биологии и фауне летучих мышей Ташкента и его окрестностей, Изв. АН Узбекск. ССР, № 3. — 1953. Фауна Узбекской ССР, т. III. Млекопитающие, вып. 2. Рукокрылые.

Корелов М. Н., 1950. Особенности распространения летучих мышей на территории Казахстана, Изв. АН Казахск. ССР, № 84, Серия зоол., вып. 9. — 1950а. Летучие мыши, Изд-во «Сов. наука», М.

Мекленбурцев Р. Н., 1935. Заметки по биологии летучих мышей окрестностей Ташкента, Бюлл. Среднеазиатск. гос. ун-та, 21.


---

# ГИБРИДЫ ЗАЙЦА-РУСАКА И ЗАЙЦА-БЕЛЯКА В КАЗАНСКОМ ЗООПАРКЕ


**Н. Д. ГРИГОРЬЕВ**

**Волжско-Камская зональная лаборатория ВНИО**


Указания на встречи в природе «тумаков» — гибридов зайцев русака (Lepus europaeus Pall.) и беляка (L. timidus L.) имеются как в охотничьей, так и в специальной зоологической литературе.

Так, например, описание зайцев-тумаков и некоторые наблюдения за их поведением приводит в охотничьем журнале Н. П. Ермолов (1885). С. И. Огнев вполне допускает возможность наличия в природе тумаков, представляющих собой несомненную помесь между русаком и беляком (1913, 1940). Характеристику некоторых морфологических особенностей предполагаемых гибридов указанных двух видов зайцев, по наблюдениям в Южной Швеции, приводит также Лённберг (E. Lönnberg, 1905).

П. А. Мантейфель (1934) высказал мнение, что гибриды зайцев в природе встречаются редко, вследствие разницы структуры полового аппарата у этих видов. Он предполагает, что гибриды русака и беляка встречаются чаще там, где ареал русака на севере совпадает с таковым беляка.

Нам до сего времени не известно ни одного описания скрещивания зайца-русака с зайцем-беляком, установленного путем прямых наблюдений в природе или в результате проведения специальных опытов. Нет никаких данных и по биологии тумаков.

В настоящей статье приводятся результаты опытов по скрещиванию зайца-русака с зайцем-беляком, которые проводились в Казанском зоопарке в 1940—1941 гг.

В 1940 г. летом от скрещивания самца-русака с самкой беляка был получен приплод — два зайчонка. Оба тумачка оказались самцами, из которых один погиб в 6-месячном возрасте.

| Виды зайчат | Число исследов. экз. | Вес в г | |
|---|---|---|---|
| | | от—до | средн. |
| Русак | 8 | 94—135 | 111,1 |
| » | 11 | 89—140 | 104,6 |
| Беляк | 3 | 157—160 | 158 |
| » | 3 | 142—147 | 145 |
| » | 2 | 110—117 | 114 |
| » | 3 | 95—102 | 99 |
| Тумак | 5 | 77—100 | 85 |
| » | 4 | 60—72 | 66 |

В январе 1941 г. были образованы три подопытные пары: в двух парах самцы-русаки, а в третьей паре — самец-тумак, рожденный в Казанском зоопарке летом 1940 г.; все самки — чистокровные беляки. 25—27 мая 1941 г. у всех трех зайчих произошли роды, причем у первой самки, спаривавшейся с русаком и уже имевшей в прошлом году тумаков, оказалось пять мертворожденных зайчат, вторая зайчиха родила четырех зайчат, из которых живым был только один, и у третьей зайчихи, покрытой тумаком, родилось пять живых зайчат.

Вторичное покрытие самок находящимися с ними самцами произошло в

день родов. Рождение зайчат-помесей второго помета в 1941 г. последовало 15—17 июля, т. е. на 50—51-й день после появления первого помета. Первая самка родила лишь одного зайчонка, который погиб в первый же день. У двух других зайчих (одна спаривалась с русаком, а вторая — с тумаком) родилось по четыре зайчонка, которые нормально вскармливались матерями. Успех гибридизации во всех трех случаях был достигнут изоляцией каждой подопытной пары от других зайцев.

Война лишила нас возможности продолжить опыты и наблюдения.

Лённберг (1905), изучавший тумаков в Южной Швеции, отмечает, что последние оказываются физически очень сильно развитыми по сравнению с родительскими формами, чего никак нельзя сказать относительно наших тумаков. Если у последних и наблюдались некоторые отклонения в размере и весе от их сверстников беляка и русака, то только в сторону уменьшения (см. таблицу).

По русаку использованы опубликованные П. А. Мантейфелем (1934) данные Московского зоопарка, а по беляку и тумакам — данные, полученные в Казанском зоопарке (1936, 1940).

С. И. Огнев (1913), тщательно исследовавший имевшиеся у него три шкурки — по его мнению, несомненных тумаков — указывает, что все они были с явным преобладанием признаков беляка. Одновременно он отмечает новые, свойственные только этим помесям, отличия — рыжеватый цвет основания волос спины.

По своему общему внешнему виду тумаки, полученные в Казанском зоопарке, больше походили на беляков. Это сходство было особенно заметным к зиме, когда они почти целиком побелели. Лишь на спине у тумаков сохранялся расплывчатый к бокам «ремень» слегка рыжеватого цвета. Этот «ржавый налет», повидимому, вызван той особенностью пигментации волос у тумаков, на которую указывает С. И. Огнев. У одного из тумаков цвет радужины глаз был, как у русака, а у другого — как у беляка.

Тумаки, несмотря на одинаковые условия содержания их и беляков, заметно отличались от последних своим поведением — они были более дикими и пугливыми.

## Выводы

1. Получение гибридов зайца-русака и зайца-беляка — первое, известное нам, экспериментальное доказательство получения тумаков.

2. Скрещивание самца-русака с самкой беляка вполне возможно.

3. Судя по тому, что от скрещивания тумака с одной из родительских форм (с беляком) получено потомство, можно считать гибридов самцов первого поколения плодовитыми.

4. Новорожденные тумаки имели меньший вес, нежели русаки и беляки. Помеси в условиях зоопарка оказались менее жизнестойкими по сравнению с родительскими формами. По своему внешнему виду они имели большее сходство с беляком, чем с русаком. На зиму тумаки белели, и лишь на спине у них сохранялся расплывчатый к бокам рыжеватого цвета «ремень».

### Литература

Асписов Д. И., 1936. Заяц-беляк, Тр. Волжско-Камск. биостанции, вып. 4, Казань. — 1940. Биология размножения зайца-беляка (L. timidus L.), Тр. Об-ва естествоиспыт. при Казанск. гос. ун-те, т. LVI, вып. 3—4.

Григорьев Н. Д., 1940. Материалы по размножению зайцев-беляков (L. timidus L.) в Казанском зоопарке, Тр. Об-ва естествоиспыт. при Казанск. гос. ун-те, т. LVI, вып. 3—4.

Ермолов Н. П., 1885. Тумаки, Природа и охота, № 12.

Мантейфель П. А., 1934. Зайцы СССР, КОИЗ.

Огнев С. И., 1913. Млекопитающие Московской губернии. — 1940. Звери СССР и прилежащих стран, т. IV.

Lönnberg E., 1905. On hybrid hares between Lepus timidus L. and Lepus europaeus Pall. from Southern Sweden, Proc. Zool. Soc. London.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXV 1956 ВЫП. 7

# РЕЦЕНЗИИ

**Poszukiwanie podstaw, Rybackiego zagospodarowania sezior.** Roczniki nauk rolniczych, Tom 67-D, 1953.

**Вступительная разработка основ озерного рыбного хозяйства.** Монография. 373, стр., 8 карт, 2 вклейки фотографий. Тираж 1000 экз,

Рецензируемая книга выпущена Польским государственным издательством литературы по сельскому хозяйству и лесу в Варшаве. Она заключает следующие статьи: С. Сакович — «Вступление»; Е. Кондрацкая — «Морфология оз. Тайты»; П. Ольшевский — «Химические наблюдения на оз. Тайты»; Л. Коцул — «Высшая растительность литорали оз. Тайты»; К. Тарвид, К. Добровольский, Е. Фиц, А. Хильбрихт, Л. Каяк, Ю. Сосновская, В. Щепанская, А. Щепанский, И. Штуке — «Кормовая фауна оз. Тайты»; К. Тарвид — «Оценка биоценотических условий в оз. Тайты с точки зрения рыбоводства»; Я. Козицкая — «Паразиты рыб, обнаруженные в оз. Тайты; Ф. Плишка, Я. Дзеконьская — «Анализ кормовых условий в оз. Тайты как основа его освоения»; Ф. Плишка, Я. Дзеконьская — «Попытка характеристики кормовых соотношений и условий для мальков в оз. Тайты»; Я. Завиша — «Рост рыб в оз. Тайты»; Т. Бацкель — «Скопления и ассоциации мальков в литоральной области оз. Тайты»; С. Сакович и Т. Бацкель — «Миграции рыб по междуозерному каналу Тайты — Мамры»; С. Сакович — «Проект устройства рыбного хозяйства на озере Тайты»; С. Сакович — «Заключительные замечания».

По предварительным подсчетам С. Саковича[1], площадь 7000 учтенных озер Польши составляет 325 тыс. га. Около 40% этой площади приходится на Мазурскую озерную область.

Одно из крупных озер этой области — оз. Тайты — с осени 1949 г. и до конца 1951 г. было предметом всесторонних исследований. В них принимали участие сотрудники кафедры ихтиобиологии и рыбоводства и кафедры лимнологии Главной сельскохозяйственной школы в Варшаве, кафедры общей зоологии и кафедры физической географии Варшавского университета, лаборатории рыбоводства Ягеллонского университета в Кракове, Института рыбного хозяйства внутренних водоемов и его биологической станции в г. Гижицке.

Несмотря на многочисленность и разнообразие исследовательских коллективов, результаты их работ, обобщенные в ряде статей рецензируемой монографии, органически связаны между собой, направлены на решение одной задачи и приводят к сдержанно и логически важным выводам в отношении основ организации озерного рыбного хозяйства.

Рассмотрим кратко содержание статей этой книги. Проф. С. Сакович в своей вступительной статье отмечает, что коллектив научных работников, исследовавший оз. Тайты, ставил перед собой задачу разработать упрощенный метод устройства рационального озерного рыбного хозяйства. Однако авторы не считают свою работу законченной и отвечающей всем требованиям практики ведения рационального озерного рыбного хозяйства.

Можно без преувеличения сказать, что опубликованный труд является первой в Польше успешно завершенной попыткой разработки в короткий срок сложного комплекса вопросов, необходимых для организации озерного рыбного хозяйства. Эта попытка удалась потому, что ученые работали совместно, по единому плану. Не все вопросы разрешены, многое осталось еще неясным, но те комплексные исследования, которые были проведены, дали вполне отчетливое представление о рыбохозяйственной ценности оз. Тайты и наметили пути устроения рационального рыбного хозяйства. Ценность вышеназванного труда состоит также и в том, что авторы избрали метод действительно комплексного исследования озера, что только и может дать правильное представление о рыбохозяйственных данных водоема. Необходимо также подчеркнуть, что авторы исследовали гидрологию, растительность и кормовую фауну оз. Тайты не вообще, а целеустремленно, стремясь выявить значение этих факторов среды в жизни рыб.

[1] С. Сакович, Попытка подсчета озерной площади в Польше и промысловая характеристика озер, Przeglad geograficzny, т. XXIII, 1950/1951.

Основные элементы морфологии оз. Тайты изучены Е. Кондрацкой. Батиметрия исследовалась со льда, что позволило разбить озеро на квадраты со сторонами в 50 м. На 1 км² произведено в среднем 415 промеров. Площадь озера составляет 241,3 га, максимальная глубина — 34 м, средняя — 7,58 м. Объем воды равен 18 288 тыс. м³. Длина береговой линии — 14 500 м. Развитие береговой линии выражено коэффициентом 2,63. Дано описание геологического строения берегов, но не выяснена связь между их структурой и растворенными в воде минеральными солями, от которых в значительной мере зависит кормность озера для рыб.

В статье П. Ольшевского приводятся сведения о температурном режиме озера, а также о количестве кислорода и углекислоты в воде по сезонам. К сожалению, вопрос о роли температурного и кислородного скачка в жизни органического мира водоема остался неосвещенным. В некоторых частях озера обнаружен сероводород. Но одной только констатации наличия сероводорода в озере для определения рыбохозяйственной ценности водоема было бы недостаточно. С. Сакович в статье из этого же сборника, посвященной проекту устройства рыбного хозяйства на оз. Тайты, отмечает, что участки озера, где в вегетационный период ощущается недостаток кислорода, невелики и при хозяйственных расчетах их можно не принимать во внимание. В результате исследований было установлено, что скорость циркуляции вод в конечном итоге влияет на продуктивность водоема и в значительной степени зависит от рельефа дна.

Большое внимание исследователи уделили изучению высшей растительности литорали. Л. Коцул правильно поступила, производя наблюдения над зарастанием одних и тех же пунктов в одно и то же время (в июле 1950 и в июле 1951 гг.). К сожалению наблюдения проводились только в течение этих двух лет. В результате исследований составлены карты плотности зарастания Phragmites communis на 1 м².

Определены границы распространения надводной и подводной растительности вглубь водоема, на карты нанесены ее ареалы. Выделено семь ассоциаций водной растительности, с перечислением преобладающих видов. Автором показано, что ареал каждой растительной ассоциации в течение года изменяется, что зависит от продолжительности вегетационного периода у различных видов растений.

Л. Коцул всесторонне оценивает значение высшей водной растительности для озера. Она перечисляет и отрицательное влияние этих растений (чрезмерное зарастание — 24,5% общей площади заболачивание, затруднение облова), и положительное (субстрат для развивающихся икринок, место для обитания кормовых беспозвоночных, удобрение дна, уменьшение волнения). К этому следует добавить, что высшая водная растительность является также субстратом и для икры насекомых и моллюсков.

Для характеристики кормовой фауны озера подробному анализу были подвергнуты Cladocera и Copepoda, бентос, а также водоросли. К сожалению, остались неизученными коловратки, имеющие столь большое значение в пище молоди рыб. Авторы статьи (К. Тарвид и др.) отмечают, что в оз. Тайты из беспозвоночных преобладают обитатели эвтрофных водоемов. Бентос используется рыбами в незначительной степени. Изучение сезонной смены биоценозов проводилось с целью выяснения роли молодых и взрослых форм различных беспозвоночных в пищевом рационе рыб.

Ф. Плишка и Я. Дзеконьская подробно рассматривают все основные факторы, из которых складываются кормовые условия для рыб в оз. Тайты. К ним относится качественный и количественный состав кормовых организмов. Определен их удельный вес в пище различных рыб в зависимости от возраста последних. Кроме того, учтены абиотические условия питания рыб, а также их болезни.

Исследования зараженности 11 видов рыб паразитами производились Я. Козицкой. Оказалось, что наиболее сильно заражены паразитами лещ и линь.

Работы по кормовой фауне и питанию рыб выполнены очень разносторонне и на большом фактическом материале. Пожалуй, единственный вопрос, который остался в этой области недостаточно освещенным, — это характер влияния рыб на кормовую фауну. Особенно хочется отметить как важный положительный момент тесную увязку исследований по бентосу и планктону с исследованием питания рыб.

Я. Завиша сделал попытку определить влияние интенсивности промысла на темп роста у рыб. Такие исследования проведены в отношении леща, густеры, плотвы, красноперки, окуня, уклеи, щуки и ерша.

Т. Банкель определил места скопления мальков 13 видов рыб и нанес их на карту. Автором даны конкретные рекомендации по улучшению условий жизни молоди. К ним относится охрана выявленных мест скопления молоди ценных видов рыб и выкашивание жесткой водной растительности, причем последнее рекомендуется проводить с тем расчетом, чтобы оставлять со стороны плеса нескошенные полосы для защиты от волн (барьерные заросли).

Интересные наблюдения произвели С. Сакович и Т. Банкель в отношении миграций рыб. Для этого был применен простой метод. На протоке, соединяющем озера Мамры и Тайты, были установлены орудия лова, которые ежедневно просматривались. На основании этих исследований получено довольно ясное представление о сезонных миграциях 13 видов рыб. Между двумя озерами происходит постоянный обмен различными видами рыб.

На основании сведений об уловах за 20 лет (1932—1951 гг.) все промысловые рыбы оз. Тайты разбиты на три группы: 1) виды с немногочисленным поголовьем

(судак, язь, сом, ерш, налим, угорь), 2) виды со средним поголовьем (карась, окунь, ряпушка, густера), 3) виды с многочисленным поголовьем (линь, щука, уклея, плотва, красноперка, лещ). Таким образом, дается относительная количественная оценка промысловой ихтиофауны озера, что является одним из важнейших элементов, необходимых для построения озерного рыбного хозяйства.

Глубокий анализ собранных материалов позволил авторам установить некоторые закономерности в изменении ихтиофауны озера. Так, например, окунь и густера постепенно замещают в литоральной зоне щуку, плотву и линя. Зоной пелагиали овладевает уклея, вытесняя ряпушку. Несмотря на такие сдвиги в ихтиофауне, соотношение между хищными и мирными рыбами в уловах остается почти неизменным (70—80% — мирные, 20—30% — хищные).

Польские исследователи, применив классификацию М. П. Сомова, отнесли оз. Тайты к типу лещовых с некоторым отклонением от этого типа в том смысле, что западная часть озера характеризуется как лещово-снетковая, а восточная — как лещово-уклейная. Уловы рыбы в оз. Тайты по годам сильно колеблются (1950 г. — 61,1 кг/га, 1953 г. — 12,5 кг/га. Это свидетельствует о далеко еще не исчерпанных возможностях увеличения добычи. Вместе с тем необходимыми мероприятиями по повышению рыбопродуктивности озера признаны посадка в этот водоем молоди некоторых ценных рыб (судак, щука) и разведение новых для него видов (угорь).

Эти мероприятия, безусловно, могут дать максимальный эффект только при осуществлении всего комплекса работ на водоеме. Имеется в виду осушение заболоченных берегов, выкашивание излишней жесткой растительности, охрана нерестилищ ценных видов рыб, устройство искусственных нерестилищ, усиление лова малоценных видов рыб (окунь, ерш, уклея).

Важное практическое значение имеет определение тех линейных размеров промысловых рыб, по достижении которых рекомендуется их вылов. Для этого используются данные по возрасту, темпу роста и половой зрелости рыб. Однако у одного и того же вида рыбы, но в различных водоемах, т. е. в различных условиях жизни, сроки наступления этих предельных размеров могут не совпадать.

В связи с мероприятиями по вселению в озеро судака приходится считаться с возможностью сокращения улова ряпушки, являющейся его излюбленной пищей, а также с необходимостью отказа от интенсивного облова малоценной для человека, но имеющей существенное значение в пище судака уклеи.

На основании батиметрических исследований (составлены две батиметрические карты в масштабе 1 : 5000) сделаны предложения по перепланировке рыболовных точек на озере с целью наибольшего охвата акватории при одновременном сокращении затрат труда для достижения этой цели.

Организация рационального озерного рыбного хозяйства не может основываться только на физико-географических и биологических данных о водоеме. Говоря о хозяйстве, нельзя забывать об экономической и организационной стороне дела.

В книге отсутствуют сведения о числе рыбаков, о количестве орудий лова и их типах, о сезонах и способах лова и т. д. Ничего не сказано о возможности развития лова раков, использования моллюсков, высшей водной растительности.

Устанавливаемый правилами рыболовства в озерах Ладожском, Ильмене и других сезонный запрет лова, связанный обычно с икрометанием большинства рыб, имеет и отрицательные стороны, так как в это время размножаются сорные рыбы. Поэтому предложение польских исследователей о введении запрета по видам рыб заслуживает внимания. Меры борьбы с сорными и малоценными рыбами вообще еще слабо разработаны. Имеется предложение устраивать искусственные нерестилища для сорной рыбы и выбрасывать их на берег[2].

Молодь различных видов рыб (окунь, ерш) чаще всего держится обособленно. Известно также, что молодь многих рыб привлекается подводным электросветом. На этом основании становится возможным применение электросвета для биологической мелиорации в водоеме. Собранный авторами большой и разнообразный фактический материал мог бы, конечно, быть использован для составления рыбопромысловых карт.

На протяжении многих лет польские рыбоводы и ихтиологи успешно работают над улучшением состава ихтиофауны Мазурских озер. Автор этих строк имел возможность непосредственно ознакомиться с некоторыми из них. В больших масштабах вселяется в озера ряпушка, в результате чего уловы ее в отдельных водоемах составляют свыше 60% общих уловов. В среднем по группе Мазурских озер угорь составляет около 7% от уловов остальных рыб. Значение этих мероприятий велико, однако они являются лишь частью в общем плане построения рационального озерного рыбного хозяйства. Коллективный труд польских ученых — несомненно, удачная попытка разработки основ такого хозяйства.

Остается только высказать пожелание, чтобы работа в этом направлении не только не прекращалась, но и развивалась и чтобы возможно в ближайшее время на одном из таких озер, как Тайты, было организовано действительно рациональное рыбное хозяйство.

---

[2] П. В. Михеев. Искусственные вловучие нерестилища. Пищепромиздат, М., 1951.

Монография наших ученых представляет большой интерес не только с точки зрения чисто научной, но также и в практическом отношении, так как положительный опыт исследования и освоения Мазурских озер может быть распространен и на ряд наших озер в Прибалтике и Белоруссии.

*В. М. Наумов*

**Словарь-справочник пчеловода**, Сельхозгиз, М., 1955, 419 стр. Тираж 100 000 экз., цена 32 руб. 90 коп.

Словарь-справочник составлен авторитетным коллективом из 30 авторов, большинство которых — ведущие пчеловоды СССР, научными редакторами являются А. Ф. Губин, Ф. А. Лаврехин, А. С. Нуждин, Г. Ф. Тарасов, В. А. Темнов, В. И. Полтев, Н. Ф. Федосов. Последний из названных отмечен как составитель.

В кратком предисловии от издательства сказано, что словарь «рассчитан на пчеловодов колхозных и совхозных пасек, специалистов сельского хозяйства, рабочих, колхозников и служащих, имеющих приусадебные пасеки», что в словаре приведено 1350 статей и помещено 650 рисунков, чертежей и схем.

В 1937 г. — 18 лет тому назад — Сельхозгиз выпустил 60-тысячным тиражом «Словарь-справочник по пчеловодству» под редакцией девяти специалистов, и в том числе Ф. А. Лаврехина и В. И. Полтева. В этом справочнике было помещено 1100 статей и 700 иллюстраций.

Сравнение обоих словарей, почти равных по объему и по количеству помещенных в них статей, показывает, что в них много общего, что многие статьи и рисунки перенесены из словаря 1937 г. в словарь 1955 г., по существу, в неизменном или почти не измененном виде и что иногда для этого нет достаточных оснований. Вместе с тем составителями проделана большая и плодотворная работа, содержание словаря сильно пересмотрено, переработано, и в нем в общем хорошо отражены все основные перемены и все достижения в области пчеловодства в СССР. Тем не менее было бы справедливо, если бы в предисловии был упомянут словарь 1937 г. и оговорена преемственная связь с ним. Этого нет даже в статье о пчеловодной литературе, где упоминут словарь 1937 г.

В словарь 1955 г. включено свыше 450 новых слов; значительное количество старых опущено; некоторые статьи сильно переработаны по содержанию, иногда уточнено и изменено самое слово; иногда прежняя статья разбита на ряд самостоятельных статей, введен новый раздел — статьи о наиболее выдающихся русских и иностранных деятелях пчеловодства. Среди новых слов-статей — такие общебиологические статьи, как аллергия, антибиотики, бактерицидность, бактерии, бациллы, белки, вирус, инстинкт, микроорганизмы, полиморфизм, постэмбриональное и эмбриональное развитие и ряд других. Помещен ряд зоологических (энтомологических) статей: браула, вор-притворяшка, гельминты, гретарины, ласточки, лжескорпион, листоблошки, лягушки, медведи, муха-сенотайница, нематоды, перовые клещи, скворцы, совка-гамма, стрекозы, тли, уховертки, ящерицы. Введен ряд статей по морфологии и биологии самой пчелы: биология пчелиной семьи, внутренний скелет пчелы, высота полета пчел, гаплоиды, гемолимфа, кутикула, матка-помощница, ночной лёт пчел, органы выделения, дыхания, кровообращения, пищеварения, чувств, половые органы, слух пчел, танцы пчел, цветное зрение пчел и т. д. Помещен ряд статей по пчеловодству собственно, вагоны для перевозки пчел, весенняя ревизия, вражда маток, выращивание расплода, двукратная смена маток, дозревание маток, доходность пчеловодства, заповедники пчел, естественная убыль меда, зимние работы, комнатный облет пчел, конструкция ульев, контролируемое спаривание, кормá пчел, кормовые запасы, маточная семья, медопродуктивность, методы пчеловодства, наращивание пчел, одежда пчеловода, оптимальный период выращивания расплода, организация пасеки, оценка маток, период роста пчелиной семьи, пожарный инвентарь, походная лаборатория, проверка маток по потомству, противопожарные мероприятия, пути лёта пчел, пыльцеуловители, сборка гнезда на зимовку, укрупнение пчелы, ускоренное размножение и многие другие. Уже только перечень этих статей, выбранных наудачу, дает представление о достижениях советского пчеловодства как в понимании того, что семья пчелы является единым биологическим целым, в смелом экспериментировании с нею (укрупнение, ускоренное размножение), так и в углубленном понимании ее жизненных процессов и т. д.

Крупные успехи советского пчеловодства отражены и в разделе о болезнях и вредителях пчел. Помимо введения ряда общих понятий, о которых говорилось выше (бактерицидность, бактерии и т. д.), в словарь включены статьи: борьба с болезнями пчел, внутрульевые паразиты, вредители воска, заразные болезни пчел, инвазионные болезни, лечение пчел, миазы, наставление по борьбе с болезнями пчел, патогенные микроорганизмы, токсикозы, а также статьи о болезнях пчел — аноксибиоз, броудлез, аспергиллез, мелезитоз, нектарный, пыльцевый, солевой и химический токсикозы, паразитиллез, паралич, сенотайниоз, трубчатый расплод, физопефалез и ряд статей о лечебных препаратах и препаратах по борьбе с вредителями (аминосоединения меди, гексахлор

циклогексан, гликоген, грамицидин, ДДТ, кумарин, металсалицилат, мышьяк, нитробензол, новарсенол, норсульфазолнатрий, пенициллин, сера, сульфентрол, сульцимид натрия, фумагиллин, хинозол, этилсалицилат). Введены статьи: ветеринарно-бактериологическая лаборатория, гигиена пчеловода, дезинсекция, дезинфицирующие вещества, лабораторная диагностика и т. д.

Столь же основательно улучшен раздел о физике и химии воска и меда. Помещены отдельные статьи: водность меда, восковой баланс, вязкость меда, гигроскопичность меда, зародышевые кристаллы, карамелизация, коллоиды и ростковые вещества меда, созревание меда, его сорта, восковое сырье, технический и товарный воск и мед, удельный вес воска и меда, эмульсия воска и т. д.

Сильно расширен список нектароносных и пыльценосных растений, добавлено около 80 видов, в том числе: бодяк, брюква, бузина, бук, горечавка, земфора, капуста, клубника, кок-сагыз, крестовник, крокус, левкой, льнянка, маклюра, молочай, морошка, мытник, настурция, облепиха, подмаренник, рапс, рена, самшит, табак, тамариск, турнепс, хатьма, чабрец, частуха, эдельвейс, ясень, ястребинка и др.; убраны незабудка, пихта, подорожник, росянка, сосна, щирица. Характерно включение таких самостоятельных статей, как встречное опыление, лесной взяток, лесные опушки, лесные полосы, медоносные угодья, нектароносность, пчелоопыляемые культуры, тришинг, флоромиграция, цветочный конвейер и др., а также статей о двудольных, однодольных и энтомофильных растениях. Здесь опять хорошо видно то новое, что достигнуто нашим пчеловодством.

Сказанного совершенно достаточно для того, чтобы подчеркнуть изменения, внесенные в словарь, характер и масштаб этих изменений и дать положительную оценку словарю, новое издание которого вполне своевременно.

Естественно, что словарь не лишен многих и разнообразных погрешностей и недостатков и, вероятно, получит многостороннюю оценку в зависимости от своего разнообразного содержания. Здесь, на страницах «Зоологического журнала», следует остановиться лишь более подробно на некоторых биологических, зоологических (энтомологических) и ботанических статьях.

В предисловии от издательства сказано, что все эти статьи помещены только в тех случаях, когда они имеют отношение к пчеловодству, что ввиду небольшого объема статьи дают только необходимые сведения в виде справки и что читатель, интересующийся более подробными данными, должен обратиться к специальной литературе. Все это вполне правомерно, но содержание многих статей нарочито обеднено. Хотелось бы, например, видеть многие дополнительные сведения в статьях о гинандроморфизме, партеногенезисе, паразитах, полиморфизме и др. В статье «Гинандроморфизм» следовало бы сказать о его распространении среди животных или хотя бы одних насекомых, о частоте появления гинандроморфов у пчелиных вообще и домашней пчелы в частности, о массовых случаях появления гинандроморфов у домашней пчелы (Мелинг), о получении их искусственно — путем воздействия рентгеновских лучей (Ренш) и т. д. Статья о партеногенезисе более широка. Из нее можно узнать, что партеногенезис известен у тлей, ос, шмелей, муравьев и др., у тутового шелкопряда. Следовало бы, однако, и здесь привести сведения о партеногенезисе в других группах насекомых, и прежде всего у других перепончатокрылых, о смене обоеполых и однополых поколений и т. д.

То же следует сказать и относительно статьи о полиморфизме, где упомянуты лишь термиты, муравьи, осы, шмели, пчелы и где ничего не говорится о других группах животных и иных формах полиморфизма. В статье о паразитах также не сказано о формах и распространении паразитизма среди животных. Паразиты пчел разделяются на ложных (майки, мыши) и истинных и подразделяются, в свою очередь, на паразитов пчел и паразитов пчелиной семьи, или внутриульевых паразитов; последним даже посвящена отдельная статья, из которой можно узнать, что временными внутриульевыми паразитами являются также различные виды мышей, а восковые и перговые моли, браула, уховертка, ветчинный кожеед, вор-притворяшка — следовательно, постоянными [illegible] пчел названы животные, [illegible] вблизи пасек и питающиеся [illegible] медом [illegible] особенно подобной трактовки паразитизма и хищничества — вне сомнения.

Много неповторимого «своеобразия» и в тех сведениях, которые сообщаются о том или другом животном. Ежи, например, «принадлежат к семейству млекопитающих, отряду насекомоядных [illegible] к семейству отряда [illegible] стокрылых», совка-гамма — «бабочка семейства ночных».

В статье о муравьях нет сведений о числе видов, численности особей в колониях, о полье муравьев, их паразитах и т. д. Немки, [illegible] «[illegible] осы»; они проникают в [illegible] и [illegible] и жалом усыпляют взрослых насекомых, личинок и куколок, откладывают в них яйца. Прав ли они откладывают яйца во взрослых насекомых. Пухам посвящена [illegible] статья, перечислены [illegible] некоторые семейства, в том числе Tenthredinidae, которые охотятся за пчелами, хватая их за затылок. Филант — [illegible] семейства роющих или «[illegible]», в статье об осах они правильно названы ефексовыми. О шершне (Vespa crabro) сказано, что это самая крупная из наших общественных ос и что распространена она по всему СССР. И то и другое неверно. Ряд наших дальневосточных видов, и в том числе V. mandarina, заметно крупнее V. crabro, в Средней Азии (и на юг далеко за ее пределами)

распространен другой вид — восточный шершень (V. orientalis), о котором совершенно необходимо было сказать в этой статье и хорошее цветное изображение которого дано, кстати, на табл. 13. Необходимо было сильнее подчеркнуть вред от шершней в садоводстве и плодоводстве, отметить их вред в лесоводстве, их медицинское значение; следовало бы указать на разницу в гнездовании обоих видов и т. д. Количество видов шмелей (в статье о шмелях) неосновательно завышено почти вдвое; в современной системе пчелиных шмели уже давно не рассматриваются как представители самостоятельного семейства; гнезда шмели устраивают в земле и на земле (а не «над землею»); венчик красного клевера прокусывают некоторые короткохоботные виды, в том числе и B. patagiatus, что давно уже отмечалось в сельскохозяйственной литературе. По сравнению со статьей словаря 1937 г., статья о шмелях несколько сокращена и обеднена, но кончается она справедливым положением о том, что «при современных условиях агротехники шмели не могут обеспечить опыление семенников красного клевера. Поэтому, наряду с мероприятиями по охране гнезд шмелей и по искусственному распространению их, необходимо более широко использовать медоносную пчелу для опыления красного клевера».

Подверглась изменению, по сравнению со словарем 1937 г., и статья об одиночных пчелах, однако эти изменения не намного улучшили, а иногда и ухудшили и без того плохую статью. Вряд ли следует считать роды Xylocopa и Chalicodoma принадлежащими к главнейшим родам фауны СССР. Вместо них следовало бы указать, например, такие богатые видами и часто встречающиеся роды пчел, как Osmia и Anthidium. Совершенно случаен и ничем не оправдан порядок перечисления родов, который следовало бы сделать систематическим. Не все виды Xylocopa черноснего цвета и не все гнездятся в сухом дереве; наоборот, многие светлоокрашенные среднеазиатские виды гнездятся в земле, а часть других, темных — в стеблях растений. Халикодома никогда не строят гнезд в пустых раковинах моллюсков, как уверяет автор статьи, — это известно для других родов, например некоторых Osmia и Anthidium. В статье, к сожалению, ничего не говорится о полуколониальном и колониальном гнездовании некоторых видов пчелиных, о размерах этих колоний, длительности их существования, фенологии некоторых родов, о поли-, олиго- и монотрофизме многих видов, их кормовой специализации, что, несомненно, представляло бы прямой интерес для многих пчеловодов. Неудовлетворительно заглавие статьи и самая статья «Паразитирующие пчелы». Справедливо сказано, что они не составляют одной систематически обособленной группы, но этого не говорится в статьях об одиночных и общественных пчелах. Читатель вправе сделать вывод, что обе последние составляют две такие группы. В статье нет сведений о количестве паразитических родов, перечня основных из них, нет сведений об их специфичности, родственных связях со своими хозяевами, основных особенностях их биологии и т. д.

Статья об общественных пчелах также содержит ряд неточностей. Так, виды родов тригона распространены не только «в Австралии, Африке, Ост-Индии, Южной Америке», но и на юге Китая. То же следует сказать и про индийских пчел, из которых гигантская и карликовая живут не только «в Индии, на островах Малайского архипелага, Зондских островах», но и в Южном Китае, а последняя — также на юге Ирана. В статье же о диких пчелах сказано, что мелипоны и тригоны обитают только «в Южной Америке, Африке, Австралии». В роде Apis, согласно справочнику, существует только четыре вида — три индийские и одна европейская пчела. Африканские пчелы Apis unicolor, A. adansoni, а также ряд других не рассматриваются как самостоятельные виды, хотя и указывается, что ряд авторов (в том числе и А. С. Скориков) считали их таковыми. Четко эти взгляды выражены лишь в статье о разновидностях пчел, где перечислены все основные разновидности и приведены их латинские названия; в других статьях это делается далеко не всегда. Несомненно дикими медоносными пчелами справочник считает только гигантскую и карликовую индийских пчел, хотя в статье о башкирской бортьевой пчеле говорится, что она обитает в диком (а не в одичавшем) состоянии. В Африке же, следовательно, все виды (породы) пчел существуют только в одомашненном виде. В статье о медоносной пчеле отмечается, что она с незапамятных времен обитает в Европе, Передней Азии и Африке, а затем широко разведена человеком. В статье об истории развития пчеловодства говорится, что «медоносные пчелы проникли на территорию нашей страны, повидимому, с юго-запада, еще в доисторические времена и, двигаясь на восток, расселились вплоть до Уральских гор». К сожалению, нигде ничего не сказано о находках олигоценовых и миоценовых медоносных пчел и близких родов и о приуроченности видов Apis ко всей зоне тропических и субтропических лесов Старого Света. Нет сведений и об ископаемых родах, близких к тригонам. Все это позволило бы более правильно изложить эволюцию рода Apis.

Приходится пожалеть, что в справочнике нет особой статьи о пчелиных (есть же особая статья об осах, в которой перечислены все основные группы ос), о перепончатокрылых, о насекомых, об энтомологии. Это дало бы читателю четкое и полное представление о систематическом положении медоносных и безжальных пчел, об основных этапах эволюции пчелиных и т. д., чего он в настоящее время почти полностью лишен. Для читателя справочника медоносная пчела изолирована от других пчелиных и почти ничем не связана с ними. Между тем она не только домашнее животное, но и насекомое, которое сосуществует вместе с пчелиными в одних и тех

же биоценозах и стациях, пользуется теми же источниками пищи и вместе с ними выполняет свое основное назначение — роль опылителя. Именно эту роль медоносной пчелы необходимо акцентировать в настоящее время. Не изоляцией и нарочитым обеднением материала сильны современные биологические и сельскохозяйственные дисциплины, а выяснением разнообразия и полноты связей своих живых объектов с другими, связями этих дисциплин друг с другом, изучением и разработкой пограничных вопросов.

Несколько замечаний о ботанических статьях. Некоторые из них грешат этими же недостатками. В статьях о тех или других нектароносных и пыльценосных растениях далеко не всегда говорится о степени посещаемости их медоносными пчелами. Научные же названия самих растений следовало бы согласовать с «Флорой СССР» (например, название верблюжей колючки). В статье о триппинге следовало бы сказать об отношении к нему медоносной пчелы. Особенности поведения медоносной пчелы на цветках люцерны надо было бы осветить и в статье о люцерне, и уж, конечно, не утверждать в статье о пчелоопыляемых культурах, что люцерна является таковой: к сожалению, это только пчелопосещаемая культура. В статье о дрессировке пчел не следовало утверждать, что дрессировка повышает количество вылетающих на опыление люцерны пчел в пять раз: нужно было сказать — на медосбор, но отнюдь не на опыление. В статье о пчелоопылении не стоило упоминать о дополнительном опылении (точнее — самоопылении) люцерны с помощью протаскивания веревки. Зачем вводить в заблуждение себя и других?

В статье о флоромиграции пчел необходимо сказать о политрофизме пчел, частным случаем которого является одновременное посещение нескольких видов растений.

В справочнике приведены биографические сведения о 60 русских и 20 иностранных ученых и пчеловодах. К сожалению, среди них нет статьи о Ч. Дарвине, И. В. Мичурине, Шпренгеле, Кельрейтере, К. Фрише. Дарвин упомянут лишь в статье об инстинкте, Фриш — в статье о танцах пчел, хотя его имя следовало бы упомянуть в статье о цветном зрении пчел и т. д. Совершенно неудовлетворительна, по сравнению с другими биографическими статьями, статья об А. С. Скорикове. В ней не сказано, что он был выдающимся ученым-зоологом, сотрудником Зоологического института АН СССР, работавшим в области энтомологии, гидробиологии и рыбоводства. Особое значение имеют исследования А. С. Скорикова по шмелям. Его перу принадлежит свыше 150 работ, в том числе большое количество работ по пчелам и пчеловодству, и список их не исчерпывается теми семью, которые указаны в справочнике как все пчеловодные статьи А. С. Скорикова.

Словарь-справочник далеко не везде удачно отредактирован и скомпанован. О повторениях и несогласованностях в отдельных статьях частично уже упоминалось. Не всегда все дополнительные статьи связаны ссылками. Есть и опечатки, особенно в латинских названиях (Araneina, Megachile, Melitturga, Dermaptera), в транскрипции их авторов (Buttel-Reepen). В некоторых случаях авторы выпущены (кок-сагыз, резеда, турнепс). Есть и более серьезные погрешности: например, употребление слова Маньчжурия вместо Дунбей (стр. 127, 218).

Рисунки в большинстве случаев воспроизведены хорошо, четко, ясно; однако некоторые крайне неудачны, например рисунки шершня, филанта, немки и ряд других; первые два воспроизведены лучше в словаре 1937 г. В статье «Падь» лучше было бы привести рисунок тли, а не червеца. Вряд ли следовало давать в тексте рисунки тех животных, которые воспроизведены на хорошо выполненных цветных таблицах. Эти таблицы резко отличаются по качеству от безобразно выполненных таблиц справочника 1937 г. (например, табл. 4). Но тем более досадно, что, глядя на ряд изображений табл. 1 и 16, нельзя отделаться от впечатления, что задние ноги насекомых отходят не от туловища, а от брюшка; этим же грешат и некоторые изображения справочника 1937 г. На цветных таблицах нужно было дать масштаб изображенных насекомых и оговорить размеры изображенных птиц.

Справочник издан в формате БСЭ и набран обычным шрифтом, чем выгодно отличается от предыдущего. Оформление книги достаточно приятно, но переплет (возможно, у части тиража) слишком марок, и бумага плоха.

*В. В. Попов*

---

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXV 1956 ВЫП. 7

# ХРОНИКА И ИНФОРМАЦИЯ

## КИТАЙСКО-СОВЕТСКИЕ ФАУНИСТИЧЕСКИЕ И ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В ЮНЬНАНИ И СЫЧУАНИ

С марта по август 1955 г. в Китайской Народной Республике работала группа советских энтомологов и ботаников — сотрудников Зоологического и Ботанического институтов АН СССР, участвовавших в первой совместной китайско-советской зоолого-ботанической экспедиции в юго-западные провинции Китая (Юньнань и Сычуань), организованной академиями наук Китая и СССР.

В состав советской группы входили три энтомолога — чл.-корр. АН СССР В. В. Попов (руководитель группы), кандидаты биол. наук Т. Н. Бущик, О. Л. Крыжановский — и четыре ботаника: флористы — д-р биол. наук Андр. А. Федоров, кандидаты биол. наук М. Э. Кирпичников и И. А. Линчевский и растениевод — канд. с.-х. наук Н. И. Шарапов.

Всю экспедицию возглавлял выдающийся китайский энтомолог, депутат Всекитайского собрания народных представителей проф. Лю Цун-ло. В ней приняли участие также ботаники — проф. У Чжэн-и (Пекин) и проф. Цай Ши-тао (Куньмин) и значительная группа более молодых, но весьма сведущих китайских энтомологов, ботаников и других специалистов. Общее число участников, включая подсобный персонал и охрану, превышало 100 человек.

Одной из основных задач экспедиции был сбор материалов по фауне и флоре Юго-Западного Китая, имеющих большое практическое значение и представляющих исключительный теоретический интерес для понимания истории и путей развития фауны и флоры Азии и Европы.

Во время дружной совместной работы советских и китайских участников экспедиции было собрано около 60 тыс. экз. насекомых, около 12 тыс. гербарных листов растений, а также были сделаны небольшие сборы по позвоночным, моллюскам и другим группам животных. Большинство собранных материалов монтируется в КНР. Все они будут обрабатываться китайскими и советскими учеными. Материалы должны быть разделены поровну между научными учреждениями академий наук Китая и СССР. Уникальные экземпляры и голотипы вновь описываемых видов принадлежат КНР и будут храниться в Энтомологическом и Ботаническом институтах Академии наук Китая.

Важнейшим этапом работы были полевые исследования в Юньнани и юго-западной части Сычуани (горы Омэйшань) — областях, расположенных в субтропическом и тропическом поясах и обладающих исключительно богатым и разнообразным животным и растительным миром.

В число задач советской группы входило также ознакомление с научными учреждениями и высшими учебными заведениями ряда городов Китая, установление личного контакта с китайскими учеными и научные доклады по различным проблемам энтомологии и ботаники.

Целесообразно привести подробный маршрут экспедиции (бо́льшая часть названий пунктов дается по «Атласу мира», изд. 1954 г., карты № 153—154 и 176—177)

8 марта. Прибытие в Пекин. 17 марта. Перелет Пекин—Куньмин, 2700 км. 17—23 марта. Пребывание в Куньмине, сборы в черте города (высота 1900 м над ур. м.). 19 марта. Экскурсия к теплому источнику Унчуан в 25 км западнее Куньмина. Сосновый лес с примесью Keteleeria, рододендронов и т. д. 20 марта. Экскурсия в горы к юго-западу от Куньмина (по западному берегу оз. Дянчи). Смешанный лес на высоте 2000—2100 м. 21 марта. Экскурсии в окрестностях Куньмина и посещение Куньминской ботанической станции АН Китая. 23 марта. Выезд из Куньмина на юго-запад. Переезд до дер. Чинлунчан (север Юаньцзяна), 236 км. 24 марта. Первая экскурсия в районе Чинлунчана (высота 800 м). Дорога Чинлунчан — Юаньцзян (на берегу Красной реки), 37 км. 25 марта. Экскурсия в Юаньцзян (высота 400 м). Переезд в Моцзян, 76 км. 26—28 марта. Моцзян (высота 1300 м) и экскурсии в его окрестностях. 29 марта. Переезд от Моцзяна к лагерю Цзянсицзай в 50 км юго-западнее Моцзяна (высота 1100 м), 92 км. 30 марта — 1 апреля.

экскурсии в районе Цзянсицзай на высоте 1000—1300 м. Саванна, сосновые и смешанные леса; вдоль рек — участки влажного тропического леса.

2 апреля. Дорога из Цзянсицзая в Пуэр (по атласу — Ниньэр; высота 1400 м), 72 км. 3—4 апреля. Экскурсия в районе Пуэра. Сосновый лес и заросли кустарников. 5 апреля. Переезд из Пуэра в Сяомоньян (на 25 км севернее Чэли, высота 800 м) с остановкой в Сымао, 186 км. 6 апреля. Сяомоньян. Экскурсия во влажный тропический лес. 7 апреля. Дорога из Сяомоньяна в Чэли (западный берег Меконга, высота около 500 м), 434 км. 8—9 апреля. Экскурсии в районе Чэли. Посещение сельскохозяйственной станции тропических культур. Культурный ландшафт тропической зоны и вторичный тропический лес. 10 апреля. Переезд Чэли — Сымао (высота 1300 м), 164 км. 11—14 апреля. Экскурсии в районе Сымао (высота 1200—1500 м). Влажный тропический лес, сосновый лес, саванна. 15 апреля. Дорога Сымао—Пуэр, 56 км. 16—21 апреля. Работа в Пуэре и экскурсии в его окрестностях. Сосновый лес, кустарники, известняковые горы. 22 апреля. Переезд Пуэр—Цзингу (высота 930 м), 110 км. 23—24 апреля. Экскурсии в районе Цзингу. 25 апреля. Дорога Цзингу — Чжэньюань (высота 1100 м), 67 км, и экскурсия в районе Чжэньюань. 26 апреля. Переезд Чжэньюань — Цзиндун (высота 1200 м), 133 км. По дороге две остановки для сборов. 27 апреля. Экскурсия в районе Цзиндун. Культурный ландшафт, саванна и берег реки. 28 апреля. Дорога Цзиндун — Аньдин (высота 1260 м), 57 км. 29 апреля. Переезд Аньдин — Сягуань (высота 2050 м), 173 км. 30 апреля — 4 мая. Сягуань; 30 апреля — экскурсия в Дали и его окрестности; 3 мая — экскурсия в окрестностях Сягуаня.

4 мая. Дорога Сягуань — Юнпин (высота 1600 м), 119 км. По дороге две остановки, обе на высоте 1800 м, среди смешанного леса. 5 мая. Переезд Юнпин—Баошань (высота 1600 м), 139 км. Остановки и сборы в горах близ Юнпина — на высоте 2000 м (среди леса из Juglans cathayensis), в долине Меконга — на высоте 1200 м (изреженный галлерейный лес), в горах близ Баошаня — на высоте 1700 м (лиственный лес). 6—7 мая. Работа в Баошане. 8 мая. Переезд в Нуцзянба, долина р. Салуэнь (Нуцзян), к западу от Баошаня (высота 800 м), 70 км. 8—12 мая. Работа в Нуцзянба. Муссонный лес, саванновая растительность и культурные участки. 10 мая. Поездка из Нуцзянба в горы Гаолигуншань восточнее Тэнчуна (высота 2400 м). Влажный вечнозеленый субтропический мшистый лес. 11 мая. Экскурсия по ущелью близ Нуцзянба (высота 900—1000 м). Влажный тропический лес. 13 мая. Дорога Нуцзянба — Баошань. Экскурсия в Баошане. 14 мая. Переезд Баошань—Лунлин (высота 1600 м), 166 км, с остановками. 15 мая. Переезд Лунлин—Манши (высота 900 м), 36 км. 16—18 мая. Экскурсия в районе Манши. Тропический культурный ландшафт. 18 мая. Экскурсия на гору Саньтайшань в 30 км юго-западнее Манши (высота 1200 м). Влажный тропический лес. 19 мая. Дорога Манши—Лунлин. По дороге экскурсия во влажном тропическом лесу на высоте 1200 м. 20 мая. Лунлин. Экскурсия в окрестностях в вечнозеленый субтропический лес. 21 мая. Переезд Лунлин — Баошань. По дороге сборы в двух пунктах на высоте около 1600 м. 22—27 мая. Работа в Баошане. 28 мая. Дорога Баошань—Юнпин. Сборы на остановках в окрестностях Баошаня (высота 1600—1700 м, культурный ландшафт и лиственный лес), в долине Меконга (высота 1200 м, галлерейный лес) и близ Юнпина (высота 1800 м, смешанный лес). 29 мая. Дорога Юнпин — Сягуань. Сборы на двух остановках в сосновом и лиственном лесах на высоте около 1800 м. 30 мая — 2 июня. Стоянка в Сягуане. 30—31 мая — подъем на горы Цаншань, западнее Дали, до высоты 3900 м( часть группы); 30 мая—1 июня — сборы в окрестностях Сягуани, Дали и Фуньи к востоку от Сягуаня (часть группы).

2 июня. Дорога Сягуань—Чусюн, 221 км. 3 июня. Дорога Чусюн—Куньмин, 192 км. 3—15 июня. Пребывание в Куньмине. Небольшие сборы в окрестностях города. 15 июня. Перелет в Чэнду (провинция Сычуань). 16—18 июня. Работа в Чэнду. Сборы в черте города. 19 июня. Дорога Чэнду—Лэшань (на 180 км юго-западнее Чэнду). 20 июня. Переезд Лэшань — подножье Омэйшаня (высота 600 м) и экскурсии у подножья. 21—27 июня. Работа в Омэйшане и восхождение на его вершину (3100 м). [illegible] в Омэйшане уже 23 июня; группа китайских энтомологов работала в Омэйшане с 3 июня по 3 июля. 28 июня — 3 июля. Работа в Чэнду. Сборы в черте города.

3—4 июля. Дорога в Чунцин. 5 июля. Пребывание в Чунцине и экскурсия в Бэйэй (на 50 км севернее Чунцина). 8 июля. Путь по р. Янцзы из Чунцина в Ханькоу. 9 июля. Пребывание в Ханькоу и Ухане. 10—11 июля. Дорога в Кантон. 11—16 июля. Работа в Кантоне. Сборы в городе и его окрестностях. 16—18 июля. Дорога в Шанхай. 18—24 июля. Работа в Шанхае. 24—26 июля. Переезд в Пекин. 26 июля—25 августа. Работа в Пекине. Сборы в черте города. 7 августа — экскурсия к Великой Китайской стене. 25 августа. Выезд из Пекина в СССР.

Как видно из маршрута, участники экспедиции проделали большое путешествие по крайне разнообразным в отношении природных условий горным районам Юньнани и Сычуани. Богатство фауны и флоры этих провинций объясняется не только южным географическим положением их на стыке палеарктической и ориентальной областей, но и разнообразием современных природных условий и геологической историей. Начиная с мелового периода эти области не подвергались никаким катастрофическим изменениям, которые могли бы вызвать гибель растительного покрова или значительной

части его, гибель части животного мира, как это было в Европе и северных районах Азии. В результате здесь не только сохранились, но и пышно развились многие группы животных и растений, совершенно отсутствующие в современную эпоху в более северных районах.

Животный мир и растительность Юньнани, особенно более глубоких речных долин и лесов, расположенных в нижних частях горных склонов, имеет совершенно тропический характер. Здесь местами сохранились еще дикие слоны, многочисленные обезьяны (в том числе гиббоны), тупайи, панголины, представители ряда тропических семейств птиц, летающие ящерицы из рода Draco и множество других характерных представителей фауны индо-малайской зоогеографической области. Из насекомых должны быть упомянуты представители тропических семейств жуков (Passalidae, Languridae, Brentlidae), бабочки Troyna из тропического семейства Meliponidae, многочисленные муравьи, относящиеся к тропическим родам, в числе их характернейшие Oecophylla smaragdina — «муравьи портные», которые строят на деревьях гнезда из листьев, скрепленных шелковыми нитями, выделяемыми их личинками.

Чисто тропический облик имеет здесь и растительность. Для лесных участков, для влажнотропического леса (гилеи), характерно необычайное разнообразие видового состава, среди которого встречаются пальмы (Caryota, Livistonia, Calamus), пандануса, представители многих тропических семейств двудольных и т. д. Деревья переплетены лианами и покрыты папоротниками, орхидеями и другими эпифитами; встречаются древовидные папоротники (Cyathea). Для культурных участков, где доминируют рисовые поля, характерны колоссальные деревья фикусов и заросли гигантских бамбуков. В селеньях встречаются пальмы — кокосовая и др. (Livistona, Areca, Corypha), хлебное дерево, папайя и т. д.

Более сухие участки горных склонов покрыты саванновой растительностью, в которой также преобладают представители тропических группировок.

Выше, начиная с высоты 1300—1500 м над ур. м., находятся широколиственные, смешанные или чаще всего — хвойные леса. Последние состоят преимущественно из сосен с примесью Keteleeria, а иногда Cupressus, с подлеском из вечнозеленых кустарников. Здесь в фауне также преобладают тропические виды, однако к ним примешиваются отдельные северные, например распространенный в большей части Европы и умеренной Азии дровосек Spondylis buprestoides, живущий на соснах. Рядом с ним под корой сосен можно встретить, например, усоногую Eschnotopa smaragdina, находящую здесь северный предел своего распространения; ареал ее тянется от Бирмы, Таиланда, Малайи и Индонезии до северо-восточной Австралии.

Очень своеобразны участки вечнозеленого лавролистного субтропического леса, распространенные в Юньнани и особенно в горах Сычуани. В их фауне насчитывается очень большое число видов и родов, характерных для Восточной Азии и часто эндемичных для нее. Наряду с ними, здесь еще многочисленны виды и особенно роды, общие с тропиками или с умеренными областями.

Наконец, на больших высотах (3300—4000 м над ур. м.) располагаются очень красивые высокогорные леса из пихты Abies delavayi и разнообразных древовидных рододендронов, цветущих белыми, розовыми, желтыми, красными и фиолетовыми цветами, с подлеском из можжевельника, смородины, калины и густым моховым покровом. В высокогорной фауне преобладают эндемичные формы или же виды, общие с Гималаями; среди последних видов интересно упомянуть жужелицу из рода Pseudomorphus, ранее известного лишь из Гималаев, Непала, северо-востока Индии и южного Тибета.

Сотрудники экспедиции — энтомологи посетили биологические факультеты Юньнаньского, Сычуаньского университетов и университета им. Сун Ят-сена в Кантоне, Юго-западный сельскохозяйственный институт в Бэйпэе, близ Чунцина, Южный сельскохозяйственный институт в Кантоне, Научно-исследовательский сельскохозяйственный институт в Чэнду, Институт тропических культур в Кантоне, Институт энтомологии АН Китая в Пекине и его филиал в Шанхае, Институт гидробиологии АН Китая в Учане и ряд других научно-исследовательских учреждений и учебных заведений. Советские ученые ознакомились с энтомологическими коллекциями и с работами институтов, особенно в области энтомологии.

Целесообразно остановиться на некоторых из этих учреждений. Институт энтомологии АН Китая был создан в 1950 г., первоначально в качестве лаборатории, насчитывавшей девять научных сотрудников. В 1953 г. лаборатория преобразована в институт, где работает 47 научных сотрудников (среди которых — ряд высококвалифицированных ученых и много молодежи) и имеется большой вспомогательный штат.

Институт имеет лаборатории систематики, экологии, морфологии (анатомия и гистология), физиологии, токсикологии и инсектицидов, биологического метода борьбы с вредителями, лесной энтомологии, вредителей хлопка, амбарных вредителей.

Основными направлениями работы института являются: изучение энтомофауны; изучение важнейших вредителей, методов борьбы с ними и прогнозов массовых размножений; вопросы токсикологии, резистентности насекомых к ядам и испытание инсектицидов; изучение полезных насекомых. Большое внимание направлено ныне на изучение видового состава важнейших вредителей, в частности саранчовых, амбарных вредителей, вредителей хлопка, лесных вредителей, их биологии и борьбы с ними, а также на проблемы медицинской энтомологии и биологического метода борьбы с вре-

дителями. В отношении важных в практическом отношении групп насекомых ведутся исследования по систематике.

Коллекции института насчитывают около 800 тыс. экз. насекомых, почти исключительно из Китая — преимущественно из Восточного и Северного, отчасти из Северо-Восточного, Центрального и Южного. Коллекции эти находятся еще в основном в Шанхае.

Институт обладает богатой и хорошо подобранной энтомологической библиотекой, в которой, в частности, довольно полно представлена советская энтомологическая литература, особенно за послевоенные годы. Он располагает также превосходной современной оптикой, хорошим гистологическим оборудованием и высококачественной аппаратурой для физиологических, экологических и других лабораторных исследований. Институтом издается известный журнал «Acta entomologica sinica».

Институт гидробиологии АН Китая был основан в 1950 г., до 1954 г. находился в Шанхае, а в 1954 г. переведен в Учан (южный берег Янцзы, против Ханькоу), где занимает специально выстроенное трехэтажное здание на берегу оз. Дунху. Он насчитывает 70 научных и научно-технических сотрудников, среди которых преобладает молодежь.

Главное направление работы — изучение озер в целях развития рыбного хозяйства. Работа ведется в основном в Восточном Китае и на озерах среднего течения Янцзы. Изучаются экология рыб, их режим питания, искусственное оплодотворение, болезни и т. д. Основными объектами являются четыре рода карповых: толстолобик (Hypophthalmichtys), белый амур (Ctenopharyngodon), китайская плотва (Mylopharyngodon) и Aristichthys, которые в Китае разводятся искусственно. Исследуются также способы разведения фито- и зоопланктона.

В настоящее время институт имеет шесть лабораторий: ихтиологии, морфологии, анатомии и гистологии рыб, патологии рыб, зоопланктона, фитопланктона, гидрохимии. Намечено создание лаборатории бентоса.

Институт прекрасно оборудован, снабжен новейшей оптикой (включая фазоконтрастные микроскопы и т. д.). Хорошо оборудована химическая лаборатория.

В институте предусмотрены специальные места для приезжающих специалистов и для студентов-практикантов.

Имеется прекрасная основная библиотека и хорошо подобранные библиотечки в лабораториях. Собраны коллекции рыб, ракообразных и водорослей, как пресноводных, так и морских.

Помимо академических, биологических научно-исследовательских учреждений, зоологические, и в частности энтомологические, исследования проводят и отраслевые исследовательские институты (например, Сычуаньский сельскохозяйственный институт в Чэнду, Институт тропических культур в Кантоне) и высшие учебные заведения. В частности, изучаются вредители риса, цитрусовых, сахарного тростника, биологический метод борьбы с вредителями и т. д., а также ведутся работы по фаунистике и систематике. В университетах, которые мы посетили, имеются биологические факультеты, а в сельскохозяйственных институтах — факультеты защиты растений. Высшие учебные заведения, как правило, имеют значительные зоологические коллекции, хранение которых поставлено вполне удовлетворительно. Но многие коллекции насекомых не обработаны по ряду групп.

В Куньмине, Чэнду и Пекине советскими энтомологами и ботаниками были прочитаны научные доклады.

Проделанная экспедицией работа получила положительную оценку Академии наук Китая. В 1956 г. намечается продолжение совместных работ китайских и советских биологов.

*О. Л. Крыжановский* и *В. В. Попов*

## О НОВОМ МЕЖДУНАРОДНОМ ЖУРНАЛЕ «НЕМАТОЛОГИЯ»

III Международная нематологическая конференция, происходившая в Вагенингене (Wageningen, Голландия) 30 июня — 5 июля 1955 г., вынесла решение об издании нового международного журнала «Нематология (Nematologica)». «Если насекомые,— говорится в проспекте нового журнала,— по своей вредности для человека занимают первое место, нематодам, несомненно, принадлежит второе. Они населяют моря, реки, почву; являются экто- и эндопаразитами растений, вызывают эпизоотии среди насекомых, оказываются распространенными паразитами животных и человека».

К настоящему времени описано много новых видов нематод, снижающих урожай сельскохозяйственных культур, наносящих ущерб древесным породам. Найдены новые факты, проливающие свет на экологию нематод и их роль в природе. Многие и большие экспериментальные работы проведены учеными в области нематологии. Однако публикация этих работ, как указывается в проспекте журнала, часто задерживается из-за небольшого числа соответствующих периодических изданий. Учитывая сказанное, а также необходимость (в целях успешного развития науки) расширения и укрепления научных связей между учеными разных стран, делегаты III Международной

конференции приняли решение об издании международного нематологического журнала.

В состав избранного на конференции редакционного совета журнала вошли: Шурманс-Стекховен (Schuurmans-Stekhoven), Остенбринк (Oostenbrink), Зайнхорст (Seinhorst) и ван дер Лаан (van der Laan).

Главным редактором журнала избран известный нематолог Шурманс-Стекховен. Кроме того, от разных стран избраны 17 редакторов-консультантов, в числе их от СССР — Е. С. Кирьянова. «Нематология» будет выходить по одному тому в год (каждый том издается в четырех выпусках, выходящих в свет поквартально). В качестве специального раздела в журнал будут включены издававшиеся ранее «Нематологические заметки (Nematologische Nachrichten)». В первый выпуск включено 30 статей — докладов, сделанных на конференции, на тему «Нематоды растений и болезни, вызываемые ими» [1]. Второй выпуск, выход которого ожидается в апреле текущего года, будет в основном содержать материалы о нематодах, вредных в сельском хозяйстве, а также работы по свободноживущим нематодам. Намечено освещение вопросов морфологии, таксономии, экологии и физиологии нематод. Статьи по медицинской и ветеринарной нематологии помещаться в журнале не будут.

*П. А. Положенцев* и *А. К. Артюховский*

## НАУЧНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ И РАБОТЫ ПО ЗООЛОГИИ КАЗАНСКОГО ФИЛИАЛА АКАДЕМИИ НАУК СССР

17—18 февраля 1956 г. состоялась научная конференция Биологического института Казанского филиала АН СССР.

Зоологическим вопросам было посвящено три доклада. М. М. Алейникова доложила результаты 2-летних исследований по вредителям кукурузы и по динамике проволочников в полевых севооборотах, а также предварительные данные об эффективности предпосевного протравливания семян кукурузы ГХЦГ и октаметилом и внесения ядохимикатов в почву. Т. Е. Изотова сообщила о результатах исследования токсичности растений, выращенных из семян, обработанных октаметилом, для шведской мухи, гороховой тли и проволочников.

Ю. К. Попов доложил итоги исследований по мечению лесных грызунов (методом ампутации пальцев) для изучения их активности и миграций.

Зоологами филиала проведено много исследований по млекопитающим Татарской АССР (В. А. Попов заканчивает их монографическую обработку) и по изучению насекомых, особенно почвенных, в системе полезащитных полос (работы М. М. Алейниковой и Н. М. Утробиной).

В 1956 г. группа специалистов по наземным позвоночным Института биологии (руководитель — заведующий лабораторией В. А. Попов) приступает к широкому изучению фауны птиц Татарской АССР и прилегающих республик и областей. К этой работе филиал широко привлекает работников охотничьих хозяйств, высших учебных заведений, зоологов и любителей, работающих на исследуемой территории.

Основным направлением работ энтомологической группы (руководитель — М. М. Алейникова) будет исследование почвенной фауны и ее хозяйственного значения. Особенное внимание предполагается уделить закономерностям размещения насекомых в севооборотах и экологическим основам мер борьбы с почвенными вредителями на полевых землях. Предполагается изучение и других групп почвенных беспозвоночных, в частности многоножек, работа по которым уже была начата Т. Е. Изотовой.

Как отрицательное явление в деятельности зоологического отдела (и других отделов Института биологии) следует отметить тот факт, что местные организации нередко поручали ему проведение таких работ, которые больше отвечают профилю и задачам сельскохозяйственных опытных станций, а не солидного биологического учреждения. Это находит объяснение в слабом развитии сельскохозяйственных опытных станций в Татарской АССР и необеспеченности их энтомологическими кадрами.

*М. С. Гиляров*

---

[1] Как видно из проспекта первого выпуска, в него включены статьи советских ученых Н. М. Свешниковой и М. В. Горленко.

## СОДЕРЖАНИЕ

Ушаков Б. П. Теплоустойчивость мускулатуры мидий и пиявок в связи с условиями существования вида . . . . . 953
Эрман Л. А. О количественной стороне питания коловраток . . . . . 965
Константинов К. Г. Направленная изменчивость или естественный отбор? 972
Мишин А. В. Агрессивность клеща Ixodes persulcatus и методика ее изучения 978
Шустров А. К. К вопросу о распространении клещей рода Ornithodorus в Закавказье . . . . . 986
Арнольди К. В. О попытках определения признаков инвазии вредной черепашки . . . . . 990
Шванвич Б. Н. Об изменчивости рисунка дневных чешуекрылых (Rhopalocera) . . . . . 1004
Бенкевич В. И. О распределении яйцекладок непарного шелкопряда (Porthetria dispar L.) по территории горного Алтая . . . . . 1013
Семко Р. С. Новые данные о западнокамчатской симе . . . . . 1017
Шмальгаузен И. И. Морфология аппарата звукопередачи хвостатых амфибий . . . . . 1023
Шестакова Г. С. К вопросу о механике полета птиц . . . . . 1043
Васьковский А. П. Новые орнитологические находки на северном побережье Охотского моря . . . . . 1051
Бибиков Д. И. Биологические наблюдения над ушастыми ежами — лептоспироносителями . . . . . 1059
Марин С. Н. Колония канадских бобров (Castor canadensis Kuhl.) в СССР . 1064
Линг Х. И. Зудневая чесотка лисиц в Эстонской ССР . . . . . 1072
Шапошников Ф. Д. Материалы к экологии кабарги северо-восточного Алтая . . . . . 1084

### Краткие сообщения

Модин Г. В. О поведении некоторых животных во время солнечного затмения (30 июня 1954 г.) . . . . . 1094
Бубнов М. А. Интенсивность размножения птиц в связи с размножением грызунов . . . . . 1095
Рашкевич Н. А. О расширении ареала черноголовой овсянки . . . . 1096
Богданов О. П. Зимовки летучих мышей в долине реки Зеравшана . . . 1097
Григорьев Н. Д. Гибриды зайца-русака и зайца-беляка в Казанском зоопарке . . . . . 1099

### Рецензии

### Хроника и информация

---

Т- 07812 Подписано к печати 4.VIII 1956 г. Тираж 3150 экз. Зак. 3119
Формат бумаги 70×108¹/₁₆ Бум. л. 5 Печ. л. 13,7+2 вклейки Уч.-изд. л. 15,2

2-я Типография Издательства Академии наук СССР. Москва, Шубинский пер., 10

Цена 15 руб.


## ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

*Контора «Академкнига»*

**Имеются в продаже книги:**

**Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран.** (Звери Восточной Европы и Северной Азии). Том V. Грызуны. (АН СССР. Отделение биологических наук). 1947. 810 стр. с илл. Ц. 63 р. 20 к. в переплете.

**Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран.** (Звери Восточной Европы и Северной Азии). Том VII. Грызуны. (АН СССР. Отделение биологических наук). 1948. 560 стр. Ц. 39 р. 20 к. в переплете.

**Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран.** (Звери Восточной Европы и Северной Азии). Том. VII. Грызуны. (АН СССР. Отделение биологических наук). 1950. 706 стр. с илл., 10 цветных табл., 15 карт. Ц. 40 р. в переплете.

**Описание новых видов фауны Советского Союза.** (Труды Зоологического института. Том XII). 1952. 422 стр. с илл., 5 табл. Ц. 24 р. 30 к. в переплете.

**Сборник работ по систематике, зоогеографии и экологии.** (Труды Зоологического института. Том VII. Вып. 3). 1948. 292 стр. с илл. Ц. 20 р. в переплете.

**Сборник работ по фауне Средней Азии.** (Труды Зоологического института. Том X). 1952. 288 стр. с илл., 1 вкл. Ц. 17 р. 10 к. в переплете.

**Северцов Н. А. Периодические явления в жизни зверей, птиц и гадов Воронежской губернии.** (Институт географии). 1950. 248 стр., 2 вкл. Ц. 19 р. 20 к. в переплете.

**Строганов С. У. Систематика кротовых** (Talpidae). (Труды Зоологического института. Том VIII. Вып. 2). 1948. 118 стр. с илл. Ц. 8 р. 80 к. в переплете.

*Книги продаются в магазинах «Академкнига»: Москва, ул. Горького, 6; Ленинград, Литейный проспект, 53-а; Свердловск, ул. Белинского, 71-в; Киев, ул. Ленина, 42; Харьков, Горяиновский пер., 4/6; Алма-Ата, ул. Фурманова, 129; Ташкент, ул. К. Маркса, 29.*

*Иногородним заказчикам книги высылаются по почте наложенным платежом.*

*Заказы направлять в контору «Академкнига» (Москва, ул. Куйбышева, 8), а также в ближайший из указанных магазинов.*